

BULLETIN BIOLOGIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE

TOME LVI

1922



Comité de rédaction

L. BLARINGHEM (Paris).

G. BOHN (Paris).

M. CAULLERY (Paris).

Ch. JULIN (Liège).

F. MESNIL (Paris).

P. PELSENEER (Bruxelles).

Ch. PÉREZ (Paris).

Et. RABAUD (Paris).

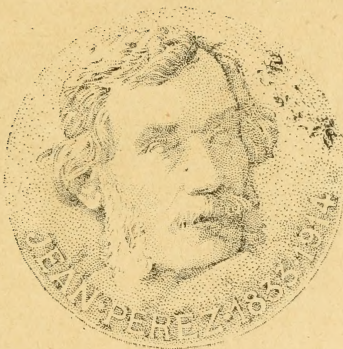
BULLETIN BIOLOGIQUE

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE

FONDÉ PAR

ALFRED GIARD.

TOME LVI



PARIS

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 3, rue d'Ulm
Léon LHOMME, rue Corneille, 3.

LONDRES

DULAU & Co, 34-36 Margaret str. Cavendish sq.

TABLE

	Pages
BUGNION (E.). — Etudes relatives à l'anatomie et à l'embryologie des Vers luisants ou Lampyrines (avec 36 figures dans le texte)	4
CADET (L.). — L'éclosion du <i>Curtilla gryllotalpa</i> (Orthop. gryllidæ) (avec 1 figure dans le texte)	131
DERVILLE (H.). — Note sur l'éclosion des Tétricines (Orthop. locustidæ)	134
FAURÉ-FRÉMIET (E.). — Le cycle de croissance des colonies de Vorticellides (avec 14 figures dans le texte)	427
GRASSÉ (P.-P.). — Etude biologique sur le Criquet égyptien (avec 7 figures dans le texte)	544
IOVASSE (R.). — Contribution à l'étude des chromosomes (20 figures et 2 planches).	141
PÉREZ (Ch.). — Observations sur la multiplication gemmipare d'un Scyphistome (34 figures dans le texte)	242
PICARD (F.). — Contribution à l'étude des parasites de <i>Pieris brassicæ</i>	54
RABAUD (Et.). — Le contraste entre le régime alimentaire des adultes et celui des larves chez divers Insectes.	230
ROMIEU (Marc). — Observations histologiques, histochimiques et spectroscopiques sur le pigment vert du Chétopète (avec la planche V et 1 figure dans le texte)	578
ROUBAUD (E.). — Etude sur le sommeil d'hiver pré-imaginal des Muscides (avec 5 figures dans le texte et 1 planche).	455
WINTREBERT (P.). — La voûte palatine des Salamandridæ (avec 33 figures dans le texte et 1 planche)	275
OUVRAGES REÇUS	454 et 597

Le tome LVI a été publié en 4 fascicules sortis des presses aux dates ci-après :

- FASCICULE 1 (pages 1 à 139), 15 avril 1922.
- FASCICULE 2 (pages 141 à 274), 1^{er} juin 1922.
- FASCICULE 3 (pages 275 à 454), 30 septembre 1922.
- FASCICULE 4 (pages 455 à 597), le 10 décembre 1922.

ÉTUDES RELATIVES A

L'ANATOMIE ET A L'EMBRYOLOGIE

DES VERS LUISANTS OU LAMPYRIDES

ANATOMIE

Les Lampyrides ont, au point de vue de la structure anatomique, quelques particularités qui leur sont propres et qui, par là-même, méritent de retenir notre attention.

I. — Il y a tout d'abord les *mandibules canaliculées* des larves et, d'une manière générale, la disposition des pièces buccales.

Vivant aux dépens de petits Escargots et de Limaces, les larves des Lampyrides ont des mandibules très acérées, courbées en forme de faucilles, traversées par un canal.

Enfonçant ses deux crocs dans la chair de sa victime, la petite ogresse instille sous la peau de celle-ci un liquide brunâtre qui, sécrété par l'estomac, est tout à la fois toxique, stupéfiant et digestif.

L'Escargot qui a reçu cette injection est non seulement tué par l'action de ce virus, mais encore partiellement digéré et transformé bientôt en un bouillon semi-liquide.

Destiné à l'alimentation de notre larve, ce « bouillon nutritif » est absorbé par elle au moyen d'une bouche garnie de poils, s'imbibant par capillarité, et surtout par l'action d'un pharynx bivalve, qui pourvu de muscles dilatateurs et constricteurs, remplit les fonctions d'une pompe aspirante.

Il y a donc chez ces larves trois appareils à distinguer :

1° les mandibules canaliculées, exclusivement destinées à l'injection du virus ;

2° la bouche garnie de poils destinée à l'absorption de l'aliment liquide ;

3° le pharynx bivalve qui, actionné par les muscles, est l'agent principal de la succion ⁽¹⁾.

Découvert par MEINERT (1886) chez la larve du Lampyre noctiluque, entrevu par FABRE (1909) chez celle du même insecte, décrit plus exactement par R. VOGEL (1912-1913) et K. HADDON

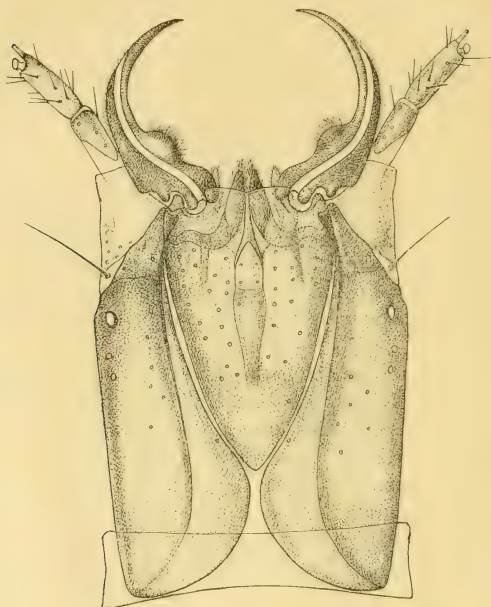


Fig. 1. — *Phausis Delarouzei*. — Tête de la larve. Vue dorsale. $\times 50$ (P).

Les maxilles et le labium ont été enlevés. La langue (bifide dans cette espèce), les houppes (paraglosses ?) et le pharynx se voient vaguement par transparence. Le rôle des organes velus désignés sous le nom de houppes est vraisemblablement de filtrer le liquide toxique (refoulé par le gésier) au moment où il pénètre dans les canaux des mandibules ⁽²⁾.

(1) Les larves des Fourmis-lions et des Dytiques, qui ont, elles aussi, des mandibules traversées par un canal, diffèrent de celles des Lampyrides, en ce que les canaux mandibulaires servent successivement aux deux usages : l'injection du virus et l'absorption de l'aliment.

(2) Les figures marquées (P) à la suite de l'explication ont été copiées à l'encre de Chine, d'après les originaux de l'auteur, par L. Planet, dessinateur à Saint-Cloud; les figures marquées (B) sont entièrement de la main de l'auteur.

(1915), cet appareil complexe se retrouve presque identique (d'après mes observations) chez la larve du *Phausis Delarouzei* Duval (observée à Aix-en-Provence), chez celle du *Pelania mauritanica* L. (capturée aux Baux, reçue également de Mas-

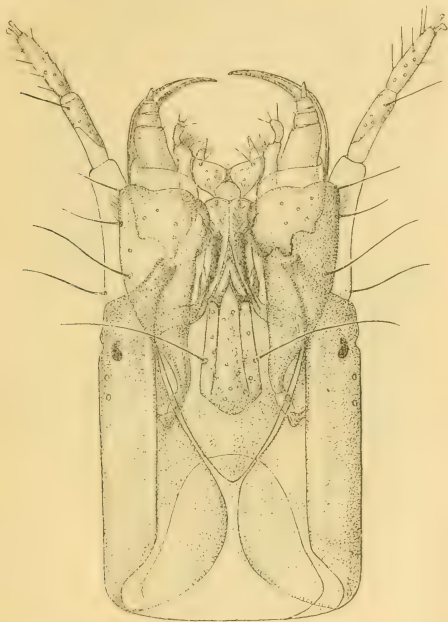


Fig. 2. — *Phausis Delarouzei*. — Tête de la larve. Vue ventrale.
× 48 (P).

cara par l'aimable entremise du D^r A. Cros), chez celle du grand Lampyre de Ceylan, *Lamprophorus tenebrosus* Walker (rapportée de Peradenyia) et chez celle de *Luciola lusitanica* Charp. (capturée à Grasse le 16 avril 1917 par Mme BUGNIOX-LAGOUARDE, reçue en nombre de Menton en avril 1921, par l'obligeante entremise de R. POUTIERS, directeur de l'Insectarium de la Station agricole).

Les croquis ci-joints (fig. 1-3), empruntés à la larve du Ver

luisant provençal, donneront au lecteur une idée approximative de la tête de cet insecte et plus spécialement de son appareil buccal si intéressant à tous égards. La figure 4 (coupe sagittale

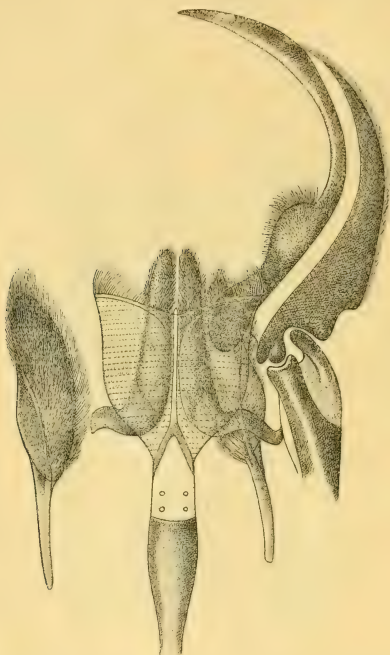


Fig. 3. — *Phausis Delarouzei*, larve. — La mandibule droite, avec le labre, les houpes, la langue et le pharynx. $\times 68$ (P).

On voit par transparence, à la face profonde du labre, les sillons (formés par les lames ciliées) destinés à déverser le liquide toxique dans les recessus latéraux de la fente buccale.

de la tête de la larve de *Pelania*) fait voir d'autre part la position du pharynx et des faisceaux musculaires qui en dépendent.

II. — Une deuxième particularité des Lampyrides est que, au lieu d'être placés à l'intérieur de la tête, les *ganglions cérébroïdes et sous-œsophagiens* se trouvent chez la larve, en arrière de celle-ci. L'anneau nerveux formé par lesdits ganglions et

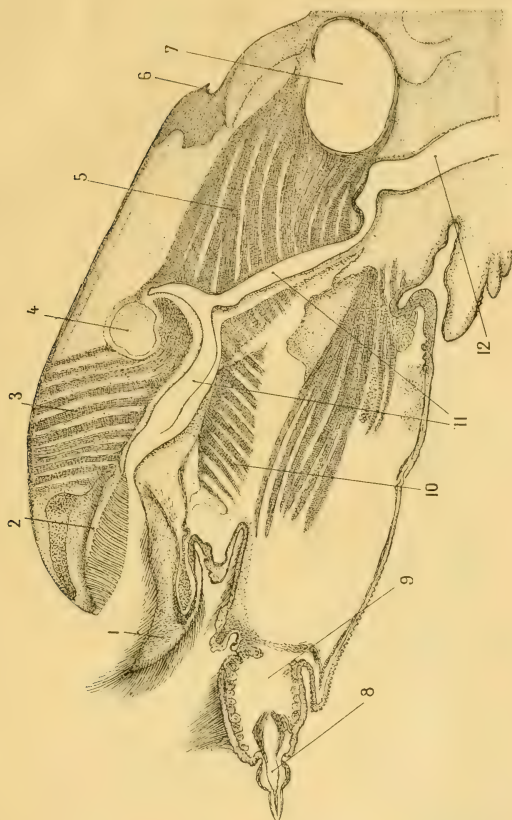


Fig. 4. — *Pelania mauritanica*. — Larve de 35 millimètres.
Coupe sagittale de la tête. $\times 50$ (P).

1 langue, 2 labre avec les lames ciliées, 3 dilatateur supérieur du pharynx (faisceaux antérieurs), 4 emplacement du ganglion frontal, 5 dilatateur supérieur (faisceaux postérieurs), 6 bord postérieur de la tête, 7 emplacement des ganglions cérébroïdes, 8 palpe labial, 9 palpigère du labium, 10 dilatateur inférieur, 12 œsophage.

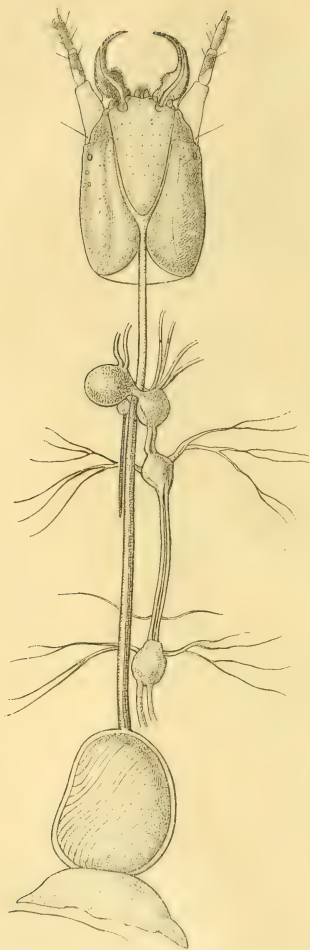


Fig. 5. — *Phausis Delarouzei*. — La tête de la larve, avec l'œsophage, le gésier, les ganglions cérébroïdes, sous-œsophagiens, pro et mésothoraciques. $\times 16$ (P).

par les connectifs qui les unissent (traversé comme toujours par l'œsophage) se voit, lorsqu'on dissèque, dans la région comprise entre la tête et le thorax ou même, le plus souvent, à l'intérieur du prothorax.

La figure 5, empruntée à la larve du Ver luisant provençal, est à cet égard suffisamment démonstrative.

La cause de cette anomalie peut être indiquée sans trop de peine. L'appareil de succion exigeant une musculature très développée, le cerveau a reculé en arrière de la capsule céphalique, afin que les dilateurs du pharynx puissent prendre des insertions plus étendues. La coupe dessinée ci-dessus (fig. 4) montre, à l'appui de cette manière de voir, les dilateurs supérieurs attachés non seulement à la partie de la capsule qui représente le clypeus, mais sur toute la longueur de la lame sus-céphalique (dessinée fig. 1), soit, en d'autres termes, sur toute la partie de la capsule comprise entre le labre et le trou occipital. L'espace vide, visible sur notre coupe en arrière de la tête,

était chez l'insecte vivant, occupé par les ganglions cérébroïdes. La figure 32, empruntée à un *Lampyre* nouveau-né, est à cet égard, plus explicite.

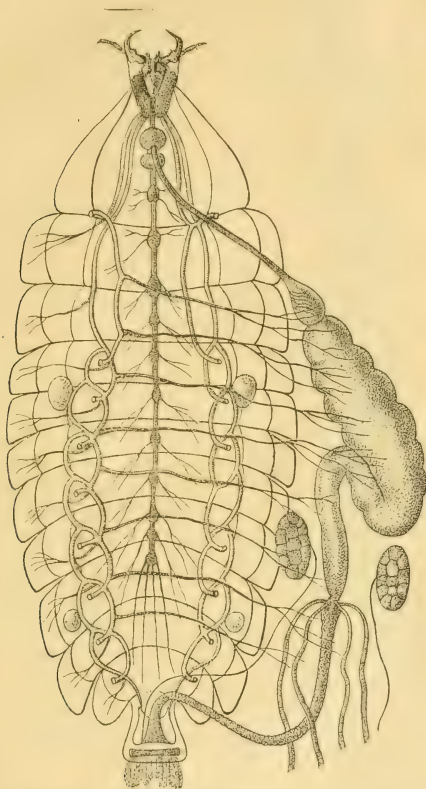


Fig. 6. — *Phausis Delarouzei*, larve. — Le système respiratoire préparé sous l'eau salée, avec la chaîne ganglionnaire, le tube digestif, les organes lobulés et les quatre organes lumineux larvaires. $\times 7 \frac{1}{2}$ (P).

III. — Le *tube digestif* de la larve (fig. 6 et 7) mérite lui aussi, de retenir notre attention. L'œsophage, filiforme, de calibre égal, offre, lorsque la tête est rétractée (rentrée à l'intérieur

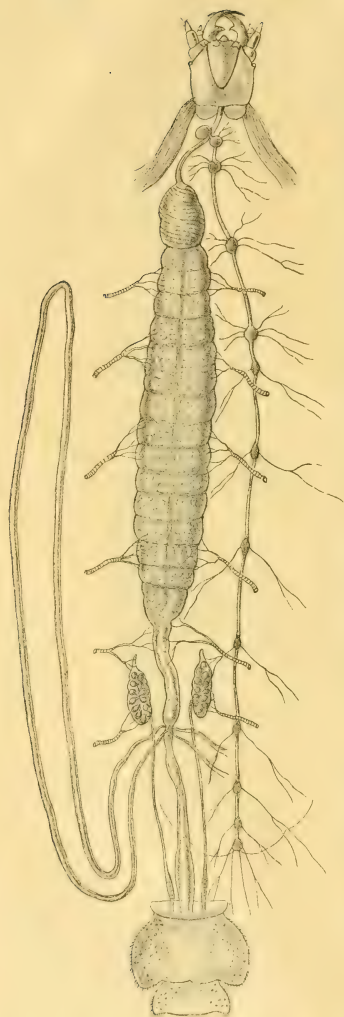


Fig. 7. — *Pelania mauritanica*. — Larve de 39 millimètres, probablement femelle, capturée aux Baux dans la Provence. Le tube digestif avec l'une des anses malpighiennes, la chaîne ganglionnaire et les organes lobulés. $\times 4$ (P).

du thorax), une sinuosité bien accusée.

Le gésier, qui lui fait suite, est un organe ovoïde, de couleur blanchâtre, caractérisé surtout par ses parois très musculuses. Spécialement destiné à refouler dans les canaux mandibulaires la liqueur toxique sécrétée par l'estomac, il peut se distendre et se contracter tour à tour, comme une poire de caoutchouc. L'aspiration du liquide renfermé dans l'estomac se produit naturellement au moment où la paroi est distendue, tandis que le refoulement vers la cavité buccale s'effectue au moment où la paroi se contracte. Le gésier du *Lampyre noctilue* ayant été étudié par VOGEL (1915), je ne le décris pas à nouveau.

L'estomac de couleur jaunâtre, recourbé en forme de corne, relativement volumineux, présente de nombreux plis qui,

proéminents à l'intérieur, augmentent la surface de sécrétion. Son épithélium montre sur les parties saillantes de belles cellules « en massues » et, dans les interstices, des cellules plus surbaissées. A sa surface se voient quelques fibres longitudinales très clairsemées. L'intestin, court et étroit, n'offre à signaler qu'une succession de renflements et d'étranglements dus à la présence des fibres annulaires contenues dans ses parois.

IV. — Les *tubes de Malpighi* ont une disposition qui leur est propre (fig. 7). Tandis que chez les Insectes en général, ces tubes se terminent par un bout libre terminé en cul-de-sac, les vaisseaux malpighiens des Lampyrides (au nombre de quatre chez la larve et chez l'adulte) sont de part et d'autre anastomosés par paires, de manière à former deux anses, une droite et une gauche, à peu près de même longueur. Observées d'abord chez la larve de *Pelania*, les anses malpighiennes ont été préparées dès lors, au cours de dissections multiples, chez *Lampyrus noctiluca*, *Phausis Delarouzei* et *Luciola lusitanica*, tant dans la phase larvaire qu'à l'âge adulte. La présence de cordons malpighiens disposés en forme d'anses peut être considérée comme un caractère spécial de la famille des Lampyrides. Voy. BUEGION, 1920. b.

V. — *Papilles anales* (fig. 8). Les larves des Lampyrides portent dans la région anale deux groupes de papilles qui, formées de prolongements du tégument, peuvent, au gré de l'animal, saillir au dehors ou se retirer à l'intérieur. Ces papilles, dont la surface est hérissée de petits crocs, jouent, lorsqu'elles se dévaginent, le rôle d'un organe adhésif, utilisé entre autres dans le mouvement de reptation⁽¹⁾; elles constituent au surplus un appareil de nettoyage et servent à débarrasser la surface des corps étrangers qui y adhèrent. Considérée isolément, la papille anale peut être comparée à un doigt de gant minuscule dont le bout ouvert est inséré sur la marge de l'anus, tandis que le bout fermé, retenu par une fibre musculaire, est plus ou moins profondément retiré à l'intérieur.

⁽¹⁾ Ayant eu, en avril 1921, l'occasion d'observer une larve de Luciole (*L. lusitanica*) qui immergée dans une cuvette de Pétri rampait sur le fond du vase, j'ai vu, qu'à chaque mouvement de reptation, l'insecte étend l'abdomen et, faisant saillir ses papilles, prend appui sur elles, tandis que, l'instant d'après, il fait rentrer ces organes et replie le bout du corps.

Chaque papille offre ainsi une partie interne (invaginée) et une partie externe (superficielle). Tandis que, sur la partie interne, les crocs se trouvent en dedans et ont leur pointe dirigée en arrière, ces mêmes aspérités sont, sur la partie externe, placées en dehors et ont leur pointe dirigée en avant. Entre les deux parties se trouve une fente circulaire qui est en commu-

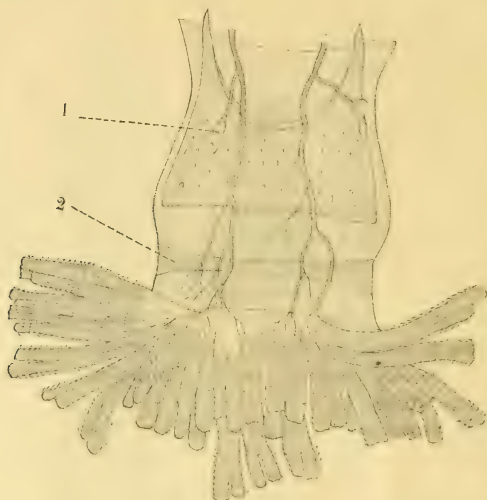


Fig. 8. — *Phausis Delarouzei*. — Le bout postérieur de la larve avec les papilles anales évaginées. Vue ventrale. $\times 27$.
1, douzième sternite, 2, treizième sternite (atrophié).

nication avec la cavité abdominale et dans laquelle le sang peut affluer. C'est donc, comme le montre le schéma ci-joint (fig. 9), la contraction de la fibre musculaire qui produit l'invagination de la papille et la presse abdominale (qui par la pression du sang) produit la dévagination. Les fibres musculaires ayant leur insertion fixe à la face profonde des téguments (11^e et 12^e anneaux), c'est dans une fente étroite comprise entre les téguments et l'intestin anal que les papilles invaginées vont se loger. Représentées par Targioni Tozzetti (1866) à l'aide de figures empruntées à la larve du *Lampyre noctilue*, les

papilles anales se retrouvent presque identiques chez *Phausis*, *Luciola* et vraisemblablement chez les larves des Lampyridés en général.

VI. — Le système respiratoire comprend 9 paires de stigmates dont une thoracique placée dans l'interstice du pro- et du mésothorax et 8 abdominales situées au côté ventral sur les pièces latérales ou épimères. A chaque stigmate répond une trachée initiale qui, après un trajet très court, se divise en quatre ou cinq rameaux. On distingue entre autres (fig. 6, 13 et 14).

1. Deux branches anastomotiques longitudinales, une externe à peu près droite et une interne incurvée, reliant les trachées initiales les unes aux autres, prolongées en avant jusqu'à la tête ;

2. Une branche anastomotique transverse, appliquée à la face profonde de la paroi ventrale, donnant des ramifications aux anneaux du ventre et aux ganglions nerveux ;

3. Une branche dorsale qui, longeant le tergite correspondant, fournit des trachéoles aux téguments, aux muscles, au vaisseau dorsal et aux cellules péricardiques.

4. Des branches viscérales qui, dirigées de dehors en dedans, se portent au canal digestif et aux anses malpighiennes. Faciles à préparer, les branches viscérales sont assez longues, pour qu'on puisse, sans les rompre, rejeter le canal alimentaire en dehors de l'abdomen (fig. 6).

VII. — Beaucoup plus abondant chez la larve que chez

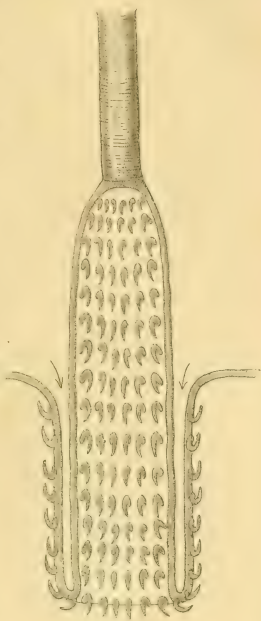


Fig. 9. — *Phausis* ou *Lampyrus*, larve. — Schéma destiné à expliquer le mécanisme des papilles anales. En haut, la fibre musculaire qui retire la papille dans la cavité du corps. Des deux côtés, la fente linéaire qui donne accès au sang (P).

l'adulte, le *tissu graisseux* est (sauf dans quelques régions) formé de petites boules représentant chacune un amas de cellules juxtaposées (fig. 10). De couleur blanche ou jaunâtre, parfois légèrement teinté de rose, ce tissu est (notamment chez les larves) étalé en forme de lames indépendantes les unes

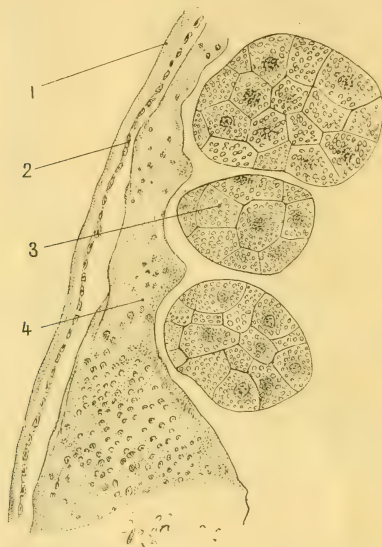


Fig. 10. — *Phausis Delarouzei*, larve. — Partie d'une coupe transverse. Liquide de Gilson, hémalum-éosine. $\times 495$ (P).

1 cuticule, 2 épiderme, 3 boules du tissu graisseux remplies de grains éosinophiles, 4 sang coagulé.

des autres. Les petites boules sont, dans chacune des lames, supportées par une membrane et disposées sur une assise. Il y a en dessous des tergites une première lame graisseuse composée de deux feuillets, comprenant dans son épaisseur le vaisseau dorsal et les cellules péricardiques. Une deuxième lame entoure le tube digestif et se replie autour de lui ; indépendante de la première et notablement plus épaisse, elle s'en sépare aisément, lorsqu'on dissèque. Une troisième lame tapisse la cavité

du corps. Passant sous le conduit alimentaire, elle cache dans son épaisseur la chaîne des ganglions nerveux. Difficiles à préparer chez les espèces de petite taille, les lames du corps graisseux se distinguent aisément chez les larves de *Pelania*, dont certains exemplaires (appartenant vraisemblablement au sexe ♀) ne mesurent pas moins de 40 millimètres.

VIII. — Compris dans un dédoublement de la lame graisseuse superficielle, le *vaisseau dorsal* peut être reconnu sans peine grâce aux deux trainées de cellules péri-cardiques de couleur brunnâtre qui l'accompagnent (fig. 11). Les ventriculites au nombre de 8 ou 9, sont maintenus en place par des rameaux trachéens à direction transverse et par des fibres musculaires, transverses elles aussi, tendues des tergites aux parois du vaisseau. Ces fibres, qui m'avaient paru tout d'abord appartenir au type lisse, se sont montrées vaguement striées chez les larves



Fig. 11. — *Pelania mauritanica*, larve. — Portion du vaisseau dorsal et de l'aorte, avec les cellules péri-cardiques. Préparation légèrement teintée par l'hémalum. Glycerine gélatinée phénolée. Photographure. $\times 12$.

de grande taille (*Pelania mauritanica*). Une aorte, à peu près rectiligne, de calibre uniforme, prolonge le vaisseau dorsal dès son bout antérieur situé au niveau du premier segment abdominal jusqu'à l'anneau nerveux cérebro-sous-œsophagien.

Les valvules et les ostioles n'ont pas été observées.

Les cellules péri-cardiques forment des trainées bossuées, épaissies sur un point, rétrécies sur un autre, longeant les fibres musculaires, attachées, paraît-il, à celles-ci (fig. 12). Les unes, plus petites, ne montrent qu'un ou deux noyaux, les autres plus volumineuses, contiennent des noyaux multiples, visibles sur les préparations faiblement teintées à l'hémalum. Peut-être les gros éléments résultent-ils du fusionnement des plus petits. Les cellules péri-cardiques sont entourées

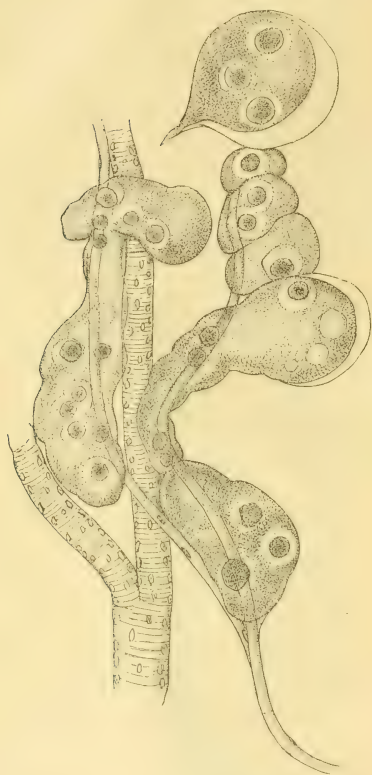


Fig. 12. — *Pelania mauritanica*, larve. — Cellules péri-cardiques accolées aux fibres musculaires et aux trachées. Hémalum. Préparation au baume. $\times 400$ (P).

d'une membrane, qui, lorsque le cytoplasme se rétracte, apparaît distinctement. La couleur brunâtre caractéristique de ces cellules paraît être attachée aux granulations très fines qui s'y trouvent en suspension.

IX. — Les *organes lumineux* se présentent sous deux aspects différents, suivant qu'il s'agit de l'insecte adulte ou de sa

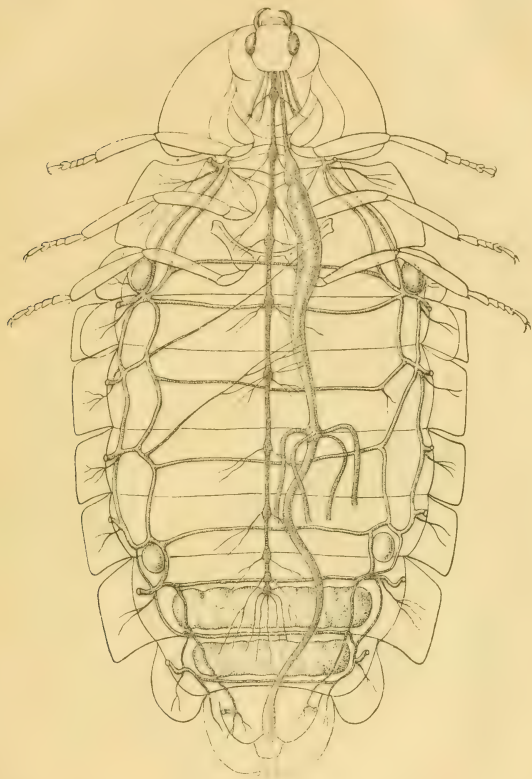


Fig. 13. — Phausis Delarouzei. — Femelle adulte. Le tube digestif, la chaîne ganglionnaire, le système trachéen et les organes lumineux, préparés sous l'eau salée. $\times 10$ (P).

larve. Beaucoup plus développés à l'âge adulte chez la femelle que chez le mâle, ces organes forment, dans les genres *Lampyrus* et *Phausis*, les deux larges écharpes bien connues de

tout le monde, placées au côté ventral des segments 6 et 7 de l'abdomen.

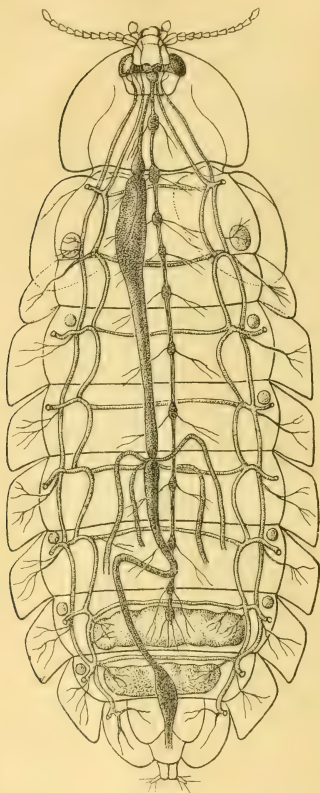


Fig. 14. — *Phausis Mulsanti*. — Femelle adulte longue de 14 millimètres. Le tube digestif, la chaîne ganglionnaire, le système trachéen et les organes lumineux, préparés sous l'eau salée. $\times 12$ (P).

Moins apparents que ces écharpes, les organes phosphorescents larvaires sont de petits corps ovoïdes ou arrondis, de couleur blanchâtre, flottant dans la cavité du corps, retenus seulement par les trachées.

Réduits chez *Lampyrus noctiluca* à deux masses ovoïdes situées au bout du corps (dans l'avant-dernier anneau), ces organes sont au nombre de quatre chez *Phausis Delarouzei* et probablement au nombre de seize chez *Phausis Mulsanti* (Voy. BUGNION, 1920, p. 16).

Ces deux *Phausis* diffèrent encore en ce que chez *Delarouzei* les quatre feux larvaires persistent chez l'imagé ♀ et continuent de briller d'un vif éclat en même temps que les écharpes, tandis que chez *Mulsanti*, quelques-uns des organes larvaires semblent sujets à s'atrophier. Il est en effet exceptionnel d'observer chez la femelle adulte de cette espèce un nombre de points lumineux latéraux (hérités de la larve) supérieur à huit ou dix ⁽¹⁾.

(1) Une atrophie partielle des organes lumineux larvaires paraît (à en juger par le mémoire de Wielowiejsky 1882) se produire aussi chez l'imagé ♀ du *Phausis splendidula*.

Appendus aux troncs trachéens longitudinaux, les organes lumineux larvaires se trouvent, chez *Phausis Delarouzei*, les antérieurs, à la jonction des segments 1 et 2 de l'abdomen, les postérieurs, à la jonction des segments 5 et 6 (fig. 13).

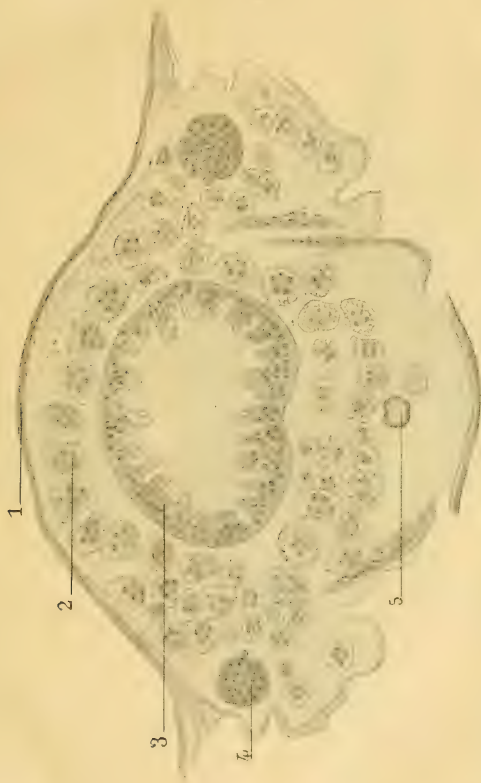


Fig. 15. — *Phausis Delarouzei*. Coupe transversale de la larve au niveau du 2^e segment de l'abdomen. $\times 40$.
1 tergite, 2 globes du corps graisseux, 3 estomac (segment postérieur), 4 organes lumineux larvaires antérieurs, 5 ganglion nerveux.

Chez *Phausis Mulsanti*, la première paire se trouve au niveau du métathorax, les sept autres sur les côtés de l'abdomen, dans les intervalles des stigmates (fig. 14).

Le tissu des écharpes lumineuses est chez l'adulte ♀ (*Lam-*

pyris et *Phausis*, fig. 16) divisé en deux zones, l'une superficielle, claire, douée du pouvoir photogénique, l'autre profonde,

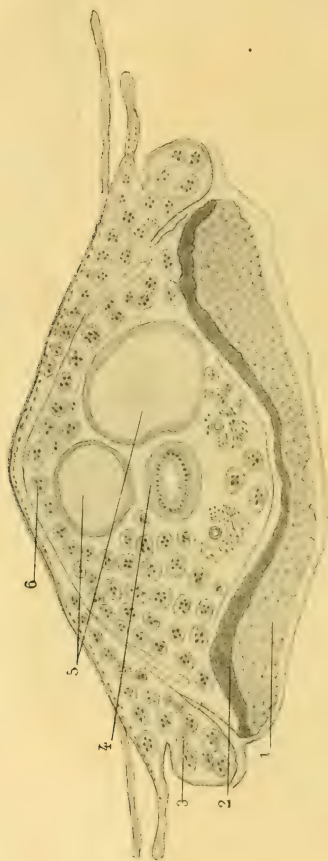


Fig. 16. — *Phausis Delarouzei*. — Femelle adulte. Coupe transverse au niveau du 7^e segment de l'abdomen. $\times 42$.

1 écharpe lumineuse, 2 sa partie profonde infiltrée de concrétions, 3 œuocytes, 4 intestin, 5 oviductes, 6 globes du corps graisseux.

opaque, infiltrée de nombreux granules d'urate d'ammoniaque (guanine), caractérisée par sa couleur d'un blanc de craie.

Le tissu des organes lumineux larvaires est uniformément

composé de cellules polygonales, disposées sans ordre, sans inclusions d'urates ou autres corps analogues (fig. 17).

Un autre fait important à signaler est que, chez le *Lampyre* adulte, l'épiderme profondément modifié au niveau des écharpes, ne forme à la surface du tissu photogène qu'un revêtement très mince (de manière à ne pas intercepter la lumière), tandis que, au niveau des organes lumineux larvaires, le tégument conserve sa structure habituelle. Chez *Lampyris*, par exemple,

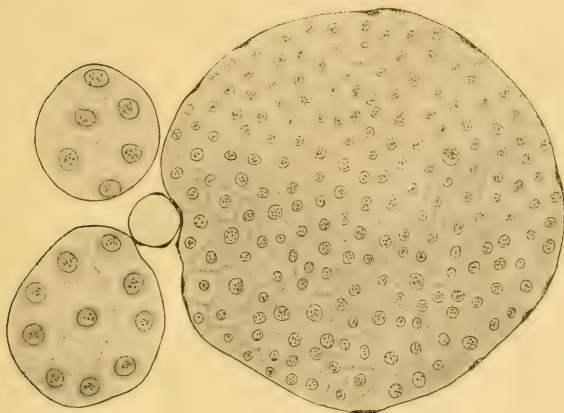


Fig. 17. — *Phausis Delarouzei*, larve. — Coupe transverse de l'un des organes lumineux larvaires antérieurs. $\times 400$.

A gauche se voient deux boules graisseuses et la trachée attenante à l'organe lumineux.

j'ai observé nettement à la face superficielle des organes lumineux larvaires un épiderme doublé de logettes sous-cutanées.

La larve du *Phausis Delarouzei* présente cependant au niveau des organes lumineux, au côté dorsal, quatre taches pâles (privées de pigment).

Organes lumineux du sexe mâle. — Les larves du sexe ♂ ont, d'une manière générale, des organes lumineux aussi bien développés que ceux des larves ♀. Ce n'est pas par une luminosité plus faible, mais par sa taille plus petite et par son

corps plus aplati (moins dodu) que la larve ♂ se distingue de la ♀. Les organes lumineux larvaires persistent d'ailleurs chez les nymphes des deux sexes (Voyez Bugnion, 1920, *op. cit.* p. 11); s'ils sont destinés à s'atrophier, c'est seulement à l'époque de la métamorphose que s'effectue ce changement.

Le mâle du *Lampyris noctiluca* émet à l'âge adulte une luminosité très faible due, semble-t-il, à la persistance des lumignons larvaires (1).

Le mâle du *Phausis Delarouzei* est, d'après mes observations, presque entièrement obscur. J'ai une fois seulement observé un sujet ♂ qui attiré par la présence d'une femelle, s'étant posé près d'elle, m'a semblé briller un peu. Le *P. Delarouzei* ♂, montre cependant, à l'opposé du *Mulsanti*, deux taches claires sous l'abdomen. Ces taches placées au niveau des segments 5 et 6 répondent semble-t-il aux écharpes lumineuses de la ♀, situées au niveau des sternites 6 et 7.

Le mâle du *Phausis Mulsanti* émet d'après (Kiesenwetter, 1850, p. 224 et 1851, p. 588) une luminosité très faible, mais cependant apparente. C'est aux Bains de La Preste (Pyr.-Or.) que le ♂ de cette espèce a été découvert par Kiesenwetter. Les deux sexes ont été observés quelque temps après dans les Basses-Alpes, à Toulouse et dans l'Allier.

Le mâle du *Phausis splendidula* L., espèce répandue en Allemagne, en Alsace et en Belgique, possède d'autre part, au dire de tous les observateurs, un pouvoir éclairant des plus intense, si bien que volant le soir auprès des arbres (par exemple dans la région rhénane), ces insectes ont été pris maintes fois pour des Lucioles. Les organes lumineux du *splendidula* ♂, étudiés par Koelliker et Max Schultze (1864-65) ont, d'après ces auteurs, l'aspect des plaques ventrales de la ♀.

Les Lucioles diffèrent des Vers luisants, en ce que, à l'opposé de ceux-ci, ce sont les sujets mâles qui émettent la lumière la plus brillante. Les écharpes phosphorescentes qui occupent, chez le mâle, toute la largeur des segments ventraux 5 et 6 de l'abdomen, se réduisent chez la femelle à deux plaques plus petites placées à droite et à gauche du 5^e anneau ventral.

(1) Les mâles du g. *Lampyris* ne montrent au côté ventral de l'abdomen pas de taches claires comparables à celles des mâles des *Phausis splendidula* et *Delarouzei*.

La larve (*L. lusitanica* Charp.) a d'après mes observations, deux lumignons très faibles situés, comme ceux de la larve du *L. noctiluca*, dans les recessus latéraux de l'avant dernier anneau.

Le tissu photogène de la Luciole adulte diffère de celui des *Lampyris* et des *Phausis* en ce qu'il est formé de nombreux lobules disposés chacun autour d'un rameau trachéen perpendiculaire à la surface. Ces rameaux décrits par Targioni Tozzetti (1866), par EMERY (1884) et plus récemment par GEIPEL (1913), se détachent en grand nombre d'une sorte de coussinet qui, placé à la face profonde de l'écharpe lumineuse, est essentiellement constitué par des trachées.

Pour ce qui est de l'anatomie microscopique du tissu photogène, ne pouvant traiter à fond un sujet aussi complexe, je renvoie le lecteur à l'ouvrage déjà cité de GEIPEL, dans lequel les terminaisons ultimes des trachées et des nerfs sont très exactement décrites.

VII. — *Appareil génital mâle*. — Les *organes lobulés* (fig. 6-7) sont deux petits corps de forme oblongue, caractérisés à l'état frais par leur teinte rose, mesurant 1 millimètre 1/2 chez les grandes larves de *Pelania mauritanica* (1 millimètre environ chez les larves du *Lampyris noctiluca*).

Placés des deux côtés de la partie postérieure (rétrécie) de l'estomac, ces organes (encore assez énigmatiques) sont constitués par deux substances : la substance corticale et les lobules (fig. 18-19).

Formée de cellules irrégulières, bourrée de grains éosinophiles, la *substance corticale* est, non seulement étalée à la surface, mais pénètre également à l'intérieur.

Les *lobules*, au nombre de 25 à 30, offrent un bout arrondi placé au voisinage de la surface et une extrémité conique qui s'ouvre à l'intérieur dans une fente de sécrétion. Un canal excréteur très délié, dirigé vers le bout du corps, se dégage d'autre part de cette fente.

Coloré en violet par l'hémalum, le tissu des lobules se présente chez les larves jeunes comme une sorte de syncytium semé de nombreux noyaux arrondis. A la naissance du cône se voit une zone pâle caractérisée par ses noyaux allongés et clair-semés, à direction transverse (appartenant peut-être à la cap-

sule. On remarque d'autre part, chez les larves plus âgées, qu'au lieu de constituer un syncytium uniforme, le tissu du lobule est divisé çà et là en masses arrondies ou ovalaires, semblables à des spermatogemmes en voie de division.

L'idée la plus plausible est que les organes lobulés des larves

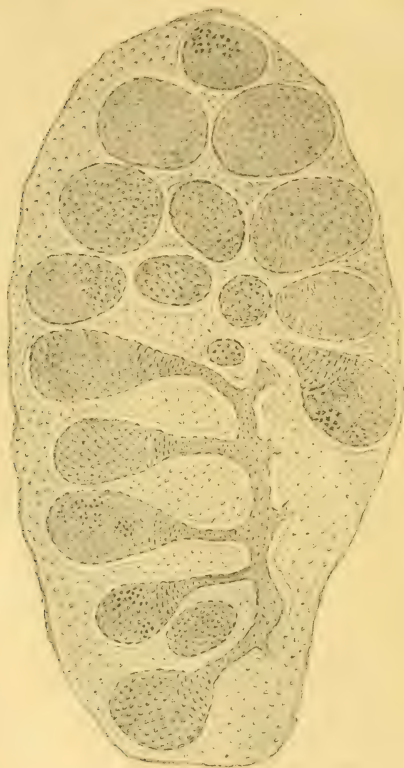


Fig. 18. — *Lampyris noctiluca*, larve. — Coupe longitudinale de l'un des corps lobulés. $\times 80$ (H).

sont des *ébauches testiculaires* qui, à peu près inertes durant la phase larvaire, atteignent dans la période nymphale un développement des plus rapide. Des coupes transverses empruntées à une nymphe ♂ de *Phausis Delarouzei* ont montré en

effet, en lieu et place des organes lobulés, des masses glandulaires beaucoup plus grandes, occupant presque toute la largeur du corps, accolées l'une à l'autre au côté dorsal du bout

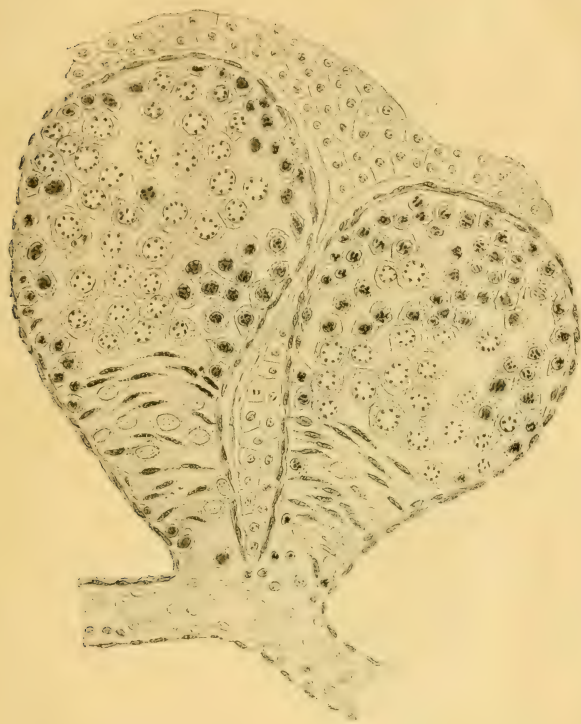


Fig. 19. — *Pelania mauritanica*, larve de 37 millimètres. Coupe de deux lobules d'un organe lobulé. Liquide de Gilson. Hématum-éosine $\times 400$ (B).

postérieur de l'estomac, renfermant déjà des faisceaux spermatiques constitués de toutes pièces (fig. 20).

Le seul fait qui pourrait laisser subsister un certain doute est que les organes en question existent, semble-t-il, chez des larves des deux sexes. C'est même chez de grosses larves de *Lampyrus noctiluca* longues de 25 millimètres reçues de Paris le 30 sep-

tembre 1918 par l'aimable entremise de J. d'Aleman, disséquées les premiers jours d'octobre) appartenant très probablement au sexe ♀, que les organes lobulés ont été observés en

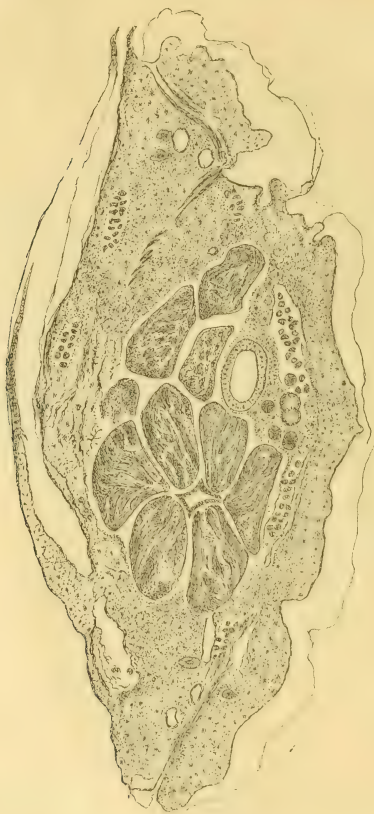


Fig. 20. — *Phausis Delavrouzei*. — Nymphe mâle. Coupe transverse au niveau des testicules. $\times 40$ (P).

premier lieu. Des larves de *Pelania mauritanica* exceptionnellement dodues, longues de 39 à 40 millimètres, disséquées en 1919, ont montré elles aussi des corps lobulés typiques. La présence des mêmes organes a été constatée dès lors, non seu-

lement chez les larves ♂ reconnaissables à leur corps plus étroit, mais chez toutes les larves choisies au hasard dans les genres *Lampyris*, *Phausis*, *Pelania* et *Luciola*.

Nous verrons tout à l'heure que les organes lobulés peuvent être reconnus également chez l'embryon et existent vraisemblablement, à l'époque de la naissance dans les deux sexes.

Quant à la destination ultérieure de ces formations chez la ♀, une circonstance qui complique leur étude est que la durée de la phase larvaire se prolonge, semble-t-il, fort souvent au delà d'un an. Ainsi, par exemple, dans le cas rapporté ci-dessus (la métamorphose du *Lampyris noctiluca* se faisant normalement en juin ou juillet) il est clair que les larves reçues de Paris le 30 septembre auraient, si elles avaient vécu, attendu l'année suivante (juin-juillet) pour se transformer en nymphes et ensuite en imagos. Des larves de *Pelania mauritanica* (reçues de Mascara) ont donné lieu à des observations du même genre. Quelques-unes de ces larves gardées en captivité, dans un bocal garni de terre humide, richement alimentées au moyen de petits Escargots, vécurent 18 mois et plus et finirent par mourir, sans être parvenues à se transformer.

Peut-être faut-il penser à un état maladif de ces insectes ? J'ai constaté en effet, en disséquant ces grosses larves de *Lampyris* et *Pelania*, qu'au lieu du sang clair habituel, l'incision des téguments laissait écouler un liquide crémeux comparable à du pus.

Observé au microscope, ce liquide a fait voir : 1^o une quantité considérable de gouttelettes opaques de nature graisseuse ; 2^o des leucocytes relativement en petit nombre ; 3^o (chez quelques-uns de mes sujets) de petites Anguillules, elles aussi, en petit nombre.

Les larves de Lampyrides sont sujettes, comme on voit, à une altération du sang en rapport, paraît-il avec la présence de parasites.

Mais est-ce cette altération qui, dans certaines circonstances, empêche la métamorphose de se produire ? Est-ce cet état morbide qui, chez les grosses larves ♀ âgées de plus d'une année, empêche les ovaires de se former ?

Ne pouvant, dans l'état actuel de cette étude, répondre à des questions aussi complexes, je me borne à constater : 1^o que

toutes les larves de *Lampyris*, *Pelania* et *Phausis* disséquées jusqu'à ce jour (plus spécialement les larves de grande taille paraissant appartenir au sexe ♀) m'ont montré deux corps lobulés semblables à des ébauches testiculaires, alors que, mal-

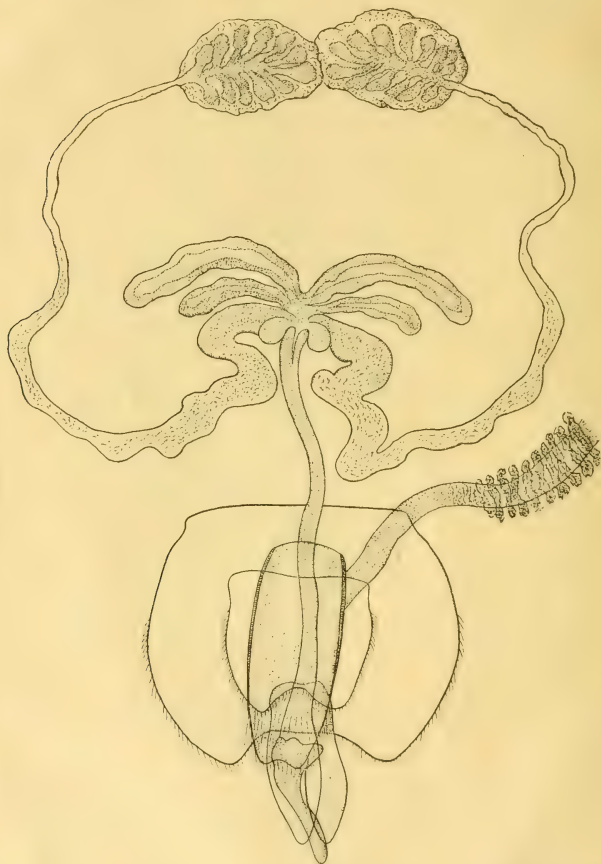


Fig. 21. — *Phausis Delarouzei*, adulte mâle. — Appareil génital interne et armure copulatrice. Vue ventrale. $\times 33$. — Les testicules accolés l'un à l'autre entourés de leurs capsules graisseuses, se voient au haut de la figure (P).

gré le grand nombre des sujets examinés, je n'ai réussi jusqu'ici à discerner des ébauches ovariques chez aucune de mes larves. Les ovaires les plus jeunes que j'ai eu l'occasion d'étudier ont été observés chez une nymphe néoformée (âgée de 2 à 3 jours).

Chez le ♂ adulte (fig. 21) les deux testicules sont, de même que chez la nymphe, attachés l'un à l'autre. De couleur jaunâtre, à cause de la capsule adipeuse qui les entoure, ils se trouvent au niveau du bout postérieur de l'estomac, au côté dorsal de ce dernier. Leurs lobules, invisibles de l'extérieur, beaucoup moins apparents que chez les larves, difficiles à isoler sans rupture, répondent par leur nombre à ceux des organes larvaires. Les canaux déférents, fortement dilatés dans leur partie proximale, jouant le rôle de réservoirs, sont (avant la pariade) d'ordinaire remplis de spermies. L'appareil est complété par deux vésicules ou glandes (?) de forme sphéroïde, par quatre glandes de forme allongée (deux longues et deux courtes, débouchant ensemble dans le carrefour génital) et par le conduit éjaculateur qui, prenant origine au bout postérieur de ce carrefour, va s'ouvrir d'autre part à la base du pénis.

VIII. — *Appareil génital de la femelle.* — Une nymphe de *Phausis Delarouzei* âgée de 2 ou 3 jours (disséquée le 7 avril 1916) m'a montré une structure de l'ovaire qui, à ma connaissance, n'avait pas encore été décrite. Au lieu de commencer, comme chez les Coléoptères en général, par un germigène atténué en pointe, chacune des gaines ovigères offrait à son extrémité une grosse boule jaunâtre remplie de granulations (boule nutritive) sans aucune trace de ligament suspenseur (fig. 22). A ce segment relativement volumineux (diamètre 390 μ) succédaient dans chaque gaine, trois chambres ovulaires de grandeur inégales, disposées en chapelet, aboutissant à l'oviducte. Tandis que, chez la nymphe jeune, les boules nutritives sont relativement énormes, on trouve 15 jours plus tard (nymphe disséquée le 23 avril) des boules nutritives beaucoup plus petites et des ovules beaucoup plus gros (fig. 23). L'absorption de la substance nourricière par les œufs en voie de développement explique le développement rapide de ces derniers.

Le nombre des gaines ovigères étant de 24 environ pour chaque ovaire, il y a vers la fin de la nymphose au moins

48 œufs mûrs (ceux des chambres postérieures, plus avancés que les autres). A ce nombre vient s'ajouter une proportion



Fig. 22. — *Phausis Delarouzei*. — Ovaire d'une nymphe très jeune disséquée sous l'eau salée le 7 avril 1946. $\times 30$ (P).

variable d'œufs provenant des chambres moyennes et parfois des antérieures. La femelle néoformée se trouve ainsi en possession de 80 à 100 œufs mûrs à peu près de même grosseur, descendus dans les oviductes à l'époque de l'éclosion ⁽¹⁾. La

(¹) Le dénombrement (fait avant la ponte) des œufs contenus dans les oviductes a donné pour *Phausis Delarouzei* des nombres compris entre 63 et 132, pour *Luciola lusitanica*, dans un cas particulier, un total de 140.

pariade s'effectuant bientôt après (à la fin de mai ou aux premiers jours de juin), la ponte s'effectuant généralement en une fois, les œufs incomplètement développés des chambres moyennes et antérieures s'atrophient peu à peu et se résorbent. C'est donc dans les oviductes distendus en forme

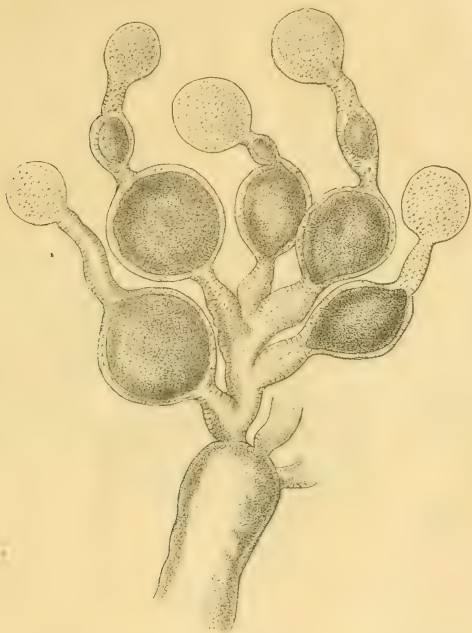


Fig. 23. — *Phausis Delarouzei*. — Ovaire d'une nymphe plus âgée (15 jours environ) disséquée le 20 mai 1917. $\times 30$ (P).

de sacs que se trouve désormais la provision des œufs mûrs (fig. 24). Refoulés par ces deux sacs, les ovaires occupent à ce moment une place si réduite (à la base du thorax) qu'on a, au premier abord, quelque peine à les trouver.

Des dispositions presque identiques ont été observées chez *Lampyris* et *Luciola*.

IX. — Les *téguments des larves* du *Lampyris noctiluca* et du *Pelania mauritanica* ont une structure intéressante étudiée déjà, chez le premier de ces insectes, par Wielowiesky (1882), par Henneqy (1904), et plus récemment par Vogel (1913).

Les coupes perpendiculaires à la surface (*Lamp. noctiluca*)

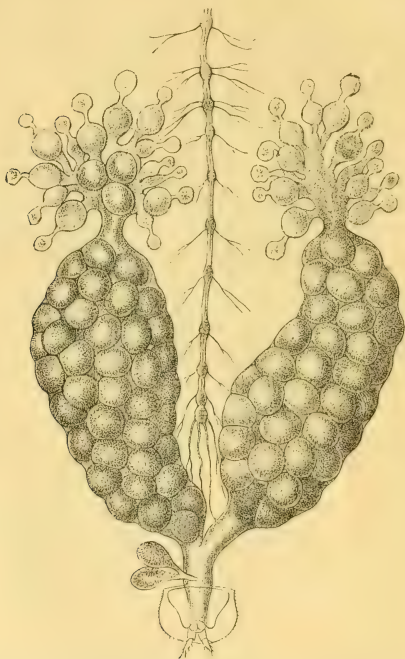


Fig. 24. — *Phausis Delarouzei*. — Femelle adulte disséquée sous l'eau salée. Les deux oviductes remplis d'œufs mûrs (intacts). $\times 9$ (P).

font voir dans l'épaisseur de la peau une rangée de logettes quadrilatères, exactement alignées, en rapport avec un poil (fig. 23). Ce poil court et épais, implanté sur un petit tubercule, est incliné et incurvé.

Plongeant dans la cavité de la logette, le poil forme à l'intérieur de celle-ci un bulbe pluricellulaire, jouant le rôle de

matrix, montrant sur la coupe deux ou trois noyaux bien distincts. Dans la plupart des loges se voient au surplus quelques cellules rondes (leucocytes) flottant dans la lymphe et quelques cellules plates appliquées contre les parois. Celles-ci teintées en rose par l'éosine, sont de nature ecuticulaire.

C'est plus spécialement sur les tergites et sur le manchon cutané destiné à engainer la tête que ces formations s'observent.

Vue de face (dans les régions pourvues de logettes sous-cutanées), la peau du *Lampyre* présente sur un fond de teinte brune un grand nombre de cercles à peu près juxtaposés,

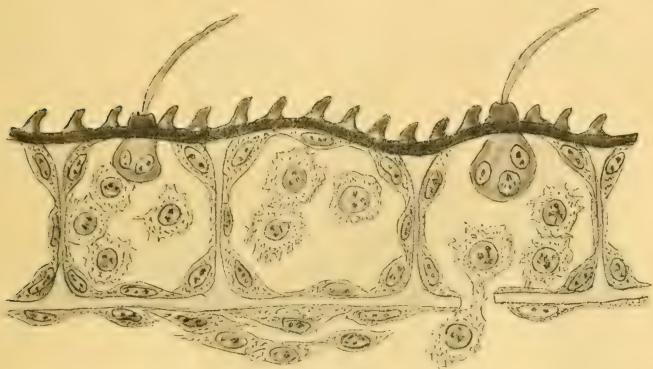


Fig. 25. — *Lampyris noctiluca*, larve à peu près mûre. Coupe perpendiculaire des téguments au niveau d'un tergite. $\times 400$ (B₁).

limités chacun par un bord plus foncé. Chaque cercle répond à l'opercule chitineux (pigmenté) d'une logette. Ces opercules sont ronds, tandis que les contours des logettes (observés sur une coupe tangentielle plus profonde) sont irrégulièrement polyédriques.

Au centre de chaque opercule se voit un pore transparent au-dessus duquel le poil est implanté.

Tandis que la larve du *Pelania mauritanica* a des logettes sous-cutanées semblables à celles du *Lampyre noctiluque*, on ne voit chez *Phausis Delarouzeri*, rien de semblable. La larve de cette dernière espèce présente simplement des poils assez

clairsemés, d'épaisseurs diverses, implantés sur de petits tubercules.

En sus des tubercules pilifères, la peau des Lampyrides offre (spécialement chez les larves) des milliers de rugosités beaucoup plus petites et plus serrées qui, vues à un fort grossissement donnent lieu à un dessin très régulier. Ces aspérités microscopiques recouvrent non seulement les parties pigmentées dans tous les intervalles laissés libres par les poils, mais encore les parties membraneuses telles que la ligne blanche médiane et les parties du tégument repliées à l'intérieur. Légèrement rembrunies, elles se montrent en tels cas comme un pointillé grisâtre sur un fond pâle.

Quelques observations relatives au développement des logettes sous-cutanées ont été ajoutées à la fin de cet article.

EMBRYOLOGIE

Après avoir étudié la structure anatomique des Lampyrides, j'ai éprouvé le désir d'étendre mes investigations au développement embryologique de ces Insectes. Il importait en effet de surprendre, si possible à leur début, les dispositions particulières qui s'observent chez le Lampyre déjà formé.

Une occasion favorable s'offrit à moi l'année dernière.

Ayant, grâce à l'amabilité de M. le Dr W. NICATI, reçu les 22 et 23 juin 1920, puis de nouveau le 3 juillet, des Lampyres vivants (L. BELLIERI) ♂ et ♀, capturés à Montredon près Marseille, j'eus bientôt la chance d'as-ister à la pariage et, quelques jours après, d'obtenir plusieurs pontes⁽¹⁾.

Instruit par des essais précédents⁽²⁾, j'avais eu la précaution de faire pondre les femelles sur un lit de mousse verte légèrement humectée.

(1) Le *Lampyris Bellieri* Reiche (1858) se distingue du *noctiluca* par sa couleur générale d'un brun plus clair et par la teinte rose de ses parties membraneuses, surtout au côté ventral. Mes exemplaires ont été vérifiés, d'après ceux de la collection BOURGEOIS, par M. BÉNARD préparateur au Muséum.

(2) Des essais pratiqués en 1918 sur des pontes de *Phausis Delarouzei* m'avaient appris à mes dépens que les œufs laissés sur la terre humide (placés dans des boîtes closes) se couvrent de moisissures qui font, en peu de temps, périr les embryons.

La mousse chargée d'œufs ayant été placée dans un cristalliseur et protégée contre la dessiccation au moyen d'un entonnoir de verre retourné le col en haut, j'eus la satisfaction de voir la plupart des germes venir à bien.

Il importe paraît-il, pour que l'incubation réussisse, que

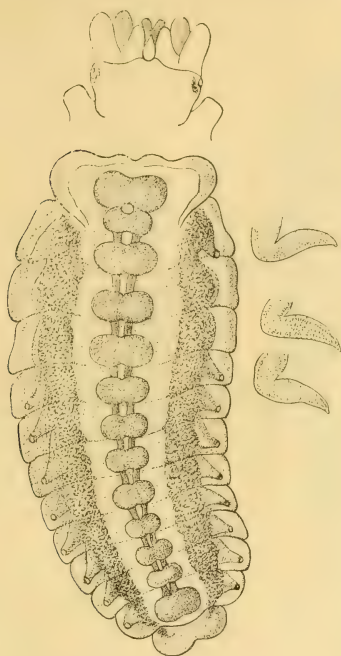


Fig. 26. — Lampyrus Bellieri. — Embryon de 2 millimètres (âgé de 15 jours environ) observé à Aix le 14 juillet 1920. $\times 40$ (P).

L'ébauche de la tête larvaire a été empruntée à un autre embryon du même âge.

l'embryon bénéficie tout à la fois d'une aération suffisante, d'un degré convenable d'humidité et peut-être aussi de la lumière. La chaleur nécessaire est assurée d'ailleurs par la saison (fin juin à mi-juillet) dans laquelle se fait la ponte. L'oxygène qui

émane de la mousse verte pendant le jour a peut-être une action favorable. J'ai remarqué en effet que les œufs déposés sur de la mousse flétrie réussissent beaucoup moins bien que les œufs déposés sur de la mousse verte récemment cueillie.

Les œufs des Lampyrides étant sphériques, leur coque absolument opaque, on ne peut guère songer à orienter le germe de

manière à se servir du microtome. Il faut recourir à l'extraction de l'embryon.

L'extraction est dans les deux premières semaines, une opération assez chanceuse. Le procédé qui m'a le mieux réussi consiste à placer l'œuf dans une goutte d'eau formolée à 7 0/0 additionnée d'éosine et, en travaillant sous la loupe montée $\times 16$, à déchirer la coque au moyen de deux aiguilles. Le formol raffermi quelque peu les tissus de l'embryon, tandis que l'éosine aide à distinguer les premiers linéaments du germe au milieu des débris du vitellus.

Bien que les embryons très jeunes (8-15 jours) subissent presque toujours des déchirures, j'ai réussi cependant, après plusieurs essais infructueux, à isoler le 6 juillet un embryon à peu près reconnaissable (long de 1 1/2 millimètre) et, le

Fig. 27. — *Lampyris Bellieri*. — Embryon de 3 millimètres, observé dans l'eau salée. $\times 29$ (P).

14 juillet, un germe de 2 millimètres absolument intact (fig. 26).

Les jours suivants, l'extraction des embryons étant devenue bien plus facile ensuite de la résorption graduelle du vitellus, je parvins à en isoler plusieurs longs de 2 1/2 à 3 millimètres



(fig. 27). Je réussis enfin, après une période d'incubation qui peut être évaluée à 30 jours⁽¹⁾, à extraire des coques de petites larves blanches longues de 4 à 5 millimètres, à peu près à terme. L'éclosion naturelle ayant commencé les jours suivants, je pus, dès ce moment voir un grand nombre de jeunes larves qui, ayant revêtu déjà leur livrée grisâtre, marchaient lentement sur le fond du récipient, cherchant leur chemin au milieu des brins de mousse.

Reprenons l'étude des diverses phases. Laissant de côté l'embryon de 1 à 2 millimètre dont la partie antérieure était lésée, je décrirai d'abord le germe de 2 millimètres obtenu le 14 juillet.

Encore étalé sur le vitellus, l'embryon de cette phase se distingue des sujets plus avancés par sa forme élargie et ramassée (fig. 26). Le nombre des segments est, sans compter la tête, de douze, comme chez la larve. Limités des deux côtés par des bords très nets, ces segments sont dans la zone médiane plus difficiles à distinguer les uns des autres. On voit en revanche l'ébauche de la chaîne nerveuse qui, sans compter les centres cérébroïdes et sous-œsophagiens, comprend onze paires de ganglions relativement volumineux, rapprochés les uns des autres, unis par des connectifs courts et épais. Seul le dernier segment est privé de ganglions.

Aux trois anneaux thoraciques répondent trois paires de pattes encore peu développées, repliées en dessous du corps.

Dans les parties latérales se voient par transparence de petites saillies coniques (futurs épimères) au niveau desquelles s'ouvrent déjà les stigmates. Il y a, comme chez la larve, neuf paires de stigmates, dont une thoracique, placée à la jonction du pro et du mésothorax, et huit abdominales situées sur les segments 4-11 au côté ventral.

Dans l'intervalle compris entre les parties latérales et la chaîne des ganglions se montre de part et d'autre, sur la pré-

(1) Newport (1857), qui le premier, semble-t-il, réussit à élever les œufs de *Lampyre noctiluca* (en Angleterre), évalue la durée moyenne de l'incubation à 45 jours.

Vogel (1905), au cours d'observations faites à Tübingen, évalue la durée de l'incubation (*L. noctiluca*) à 27-30 jours, quand l'été est très chaud (1911), à 36 jours, quand l'été est tempéré (1912) et à 47 jours quand l'été est froid.

Dubois (1898), au cours d'observations faites à Lyon, a obtenu lui aussi des résultats assez semblables.

paration fraîche, une zone opaque remplie de gouttes grasses. Ces deux bandes opaques tendent dans les jours suivants à s'éclaircir.

Ces préliminaires posés, j'aborde la formation de la tête, étude pour laquelle l'embryon de 2 millimètres fournit des données très instructives.

La tête de la jeune larve se forme aux dépens de deux parties, l'une postérieure (*segment postcéphalique*) seule apparente au côté dorsal et qui placée en avant du segment prothoracique, forme le bord antérieur de l'embryon (fig. 26), l'autre antérieure (*future tête larvaire*) rejetée en dessous, placée au côté ventral. Peut-être, en usant des aiguilles avec prudence, pourrait-on réussir à relever le segment antérieur, de manière à pouvoir le dessiner en avant du postérieur, dans la position qu'il occupera plus tard. Craignant toutefois de détériorer une préparation aussi précieuse, je n'ai pas essayé de faire cette opération sur mon sujet et ai simplement laissé le segment antérieur en place (en dessous du segment postcéphalique). L'ébauche de la tête larvaire qui est représentée sur la figure a été empruntée à un autre embryon qui, exactement du même âge, avait été lésé au moment de l'extraction.

Examinons de plus près la signification de ces ébauches.

Le segment postcéphalique renferme deux masses opaques qui, placées en tête de la chaîne nerveuse, représentent manifestement les centres cérébroïdes et sous-œsophagiens de cette chaîne. C'est donc afin de former ces centres en arrière de leur place habituelle que l'ébauche céphalique postérieure s'est, au début de la phase embryonnaire, détachée de l'antérieure. C'est, en d'autres termes, parce que la capsule céphalique devait être entièrement occupée par le pharynx et par ses muscles, que ladite ébauche s'est constituée isolément.

Aussi larges que le thorax dans la phase qui nous occupe, les parties latérales du segment postcéphalique s'amincissent dans la suite et finissent par disparaître. Peut-être ces bourrelets latéraux ont-ils pour mission de former le manchon musculo-membraneux relativement très épais, d'une importance physiologique considérable, qui, dans la phase larvaire, attache la tête au prothorax.

L'ébauche antérieure engendre la tête larvaire dans son

ensemble. Très courte chez l'embryon de 2 millimètres, la capsule céphalique s'allonge peu à peu, dans les phases ultérieures, jusqu'à l'époque de l'éclosion. Les bourgeons encore peu différenciés qui la surmontent représentent, comme nous en aurons bientôt la preuve, les antennes et les pièces buccales en formation.

La pièce atténuée en pointe qui se voit sur la ligne médiane est probablement la gaine de la langue [bifide dans le g. *Phausis*, la langue est simple, en forme de triangle allongé, chez *Lamprocris*]. Les bourgeons placés un peu obliquement qui se trouvent des deux côtés de cette pièce répondent aux deux mandibules, tandis que les bourgeons latéraux formeront les antennes. Les embryons plus âgés montrent ces mêmes organes divisés en deux articles. Dans un plan plus profond se voient deux bourgeons doubles destinés à former les maxilles et leurs palpes. Plus profondément encore se montre sur la ligne médiane le rudiment du labium reconnaissable à son extrémité bifide.

Tandis que, chez les embryons plus jeunes, les appendices buccaux sont vraisemblablement disposés en série des deux côtés de l'ouverture orale, ces pièces sont chez notre sujet rangées sur une ligne à direction transverse. Cette ligne, à peu près droite, interromptue seulement par une légère échancrure, répond au bord antérieur de la tête.

Semblables à des papilles digitiformes, les huit bourgeons céphaliques sont dirigés en avant. Bien qu'à peu près diaphanes, essentiellement constitués par la cuticule et sa *matrix*, ces bourgeons cachent dans leur partie basale une ébauche organique des plus active. Les embryons plus âgés de quelques jours montrent en effet à l'intérieur de chaque gaine cuticulaire l'appendice correspondant (antenne, mandibule etc.) parfaitement reconnaissable et relativement très avancé.

En arrière de la ligne sur laquelle les bourgeons céphaliques sont insérés, se voient sur les deux bords les cornées des ocelles (déjà un peu convexes) et, un peu plus en dedans, les taches pigmentaires correspondantes, de couleur brunâtre, disposées en demi-lunes.

L'embryon représenté fig. 27, âgé d'environ 20 jours, est caractérisé par sa forme plus allongée et plus étroite. Sa lon-

gueur étant de 3 millimètres, alors que le diamètre de l'œuf est seulement de $1 \frac{1}{3}$, il est nécessairement courbé en arc de cercle à l'intérieur.

Le corps s'est rétréci en suite du rapprochement des lames ventrales ; les pattes, devenues plus longues, proéminent des deux côtés. La cuticule qui se détache de leur surface annonce une mue prochaine. Au bout postérieur se voient par transparence à travers le pygidium, les papilles anales déjà formées (constituant ensemble un organe adhésif).

Un fait important à relever est que le segment postcéphalique s'est effacé. Les formations diverses (cerveau, manchon musculo-membraneux) auxquelles ledit segment a donné lieu sont cachées désormais sous le bord du pronotum.

La tête larvaire, qui s'est redressée d'elle-même, se trouve maintenant au bout du corps. Bien qu'assez semblable à celle de l'embryon de 2 millimètres, elle diffère cependant par la différenciation plus avancée des appendices. Ces organes, désormais faciles à reconnaître, sont, à l'instar des pattes, enfermés dans des gaines cuticulaires qui, à peu près détachées, proéminent en avant des pièces buccales, sont destinées à disparaître.

Dessinée à un grossissement de 100, la figure 28 (vue dorsale) donne une idée assez exacte de ces parties. C'est tout d'abord, sur la ligne médiane, la langue (simple chez *Lampyrus*) richement garnie de poils, des deux côtés de la langue, les mandibules avec les canaux qui les traversent, plus en dehors les antennes composées de deux articles avec les organes sensoriels (bâtonnet et vésicule) insérés à leur sommet. Dans un plan plus profond apparaissent les palpes maxillaires déjà composés de quatre articles et au côté ventral (visible si l'on retourne la préparation) l'extrémité antérieure bilobée du labium avec les palpes (formés de deux articles) qui la surmontent.

Dérivées de la cuticule des bourgeons embryonnaires, les gaines déjà à demi détachées comprennent : sur la ligne médiane ; le prolongement de forme conique qui répondait au bout de la langue ; des deux côtés : les gaines des mandibules et des antennes ; dans un plan plus profond : les gaines des maxilles reconnaissables au léger sillon qui les divise, enfin,

au côté ventral : la gaine bilobée qui surmonte le labium.

Les taches pigmentaires qui répondent aux ocelles sont devenues plus grandes : elles ont une teinte noire plus accusée. Les lentilles ocellaires, déjà entièrement formées, proéminent nettement à la surface.

On constate enfin, en comparant la figure 26 (embryon de 2 mm.) avec la figure 27 (embryon de 3 mm.), que la tête a subi un changement considérable en passant d'une phase à l'autre. Les pièces buccales qui, chez l'embryon de 2 millimètres,

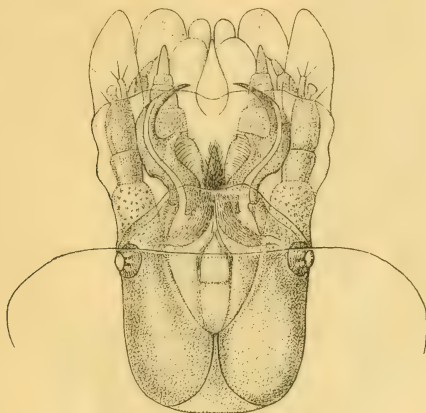


Fig. 28. -- *Lampyrus Bellieri*. — Embryon de 3 millimètres. La tête larvaire avec les pièces buccales et les antennes déjà retirées de leurs gaines. $\times 100$ (P).

étaient à l'état d'ébauches à l'intérieur des bourgeons, se sont en peu de jours entièrement différenciées.

Prenant part à la mue générale qui se prépare, les gaines cuticulaires, derniers vestiges des bourgeons primitifs des appendices, seront d'ici quelques jours (un peu avant le moment de l'éclosion) entièrement détachées et rejetées par la larve avec les autres parties de sa dépouille.

La larve nouvelle éclore (fig. 29) longue de 5 millimètres, se distingue surtout par sa forme plus allongée et par l'aspect « achevé » de ses parties superficielles qui n'étant plus recou-

vertes par l'enveloppe embryonnaire, montrent dans toute leur élégance, leurs plus minutieux détails.

La couleur qui, au moment de l'éclosion était (à l'exception des deux taches ocellaires) entièrement blanche, est au bout de quelques heures, devenue d'un gris jaunâtre. Une bande claire longeant la ligne médiane répond à l'emplacement du vaisseau dorsal.

La larve se meut lentement à l'aide de ses petites pattes. La tête portée par un col long et flexible s'incline de côté et d'autres comme si elle explorait le terrain au moyen des ocelles et des antennes.

Un appareil qui mérite plus spécialement de retenir l'attention est celui des papilles anales (fig. 30).

Tandis que, chez la larve plus avancée (*Lampyris* et *Phausis*) les papilles anales ont, en suite de divisions répétées, pris une disposition complexe, les papilles du nouveau-né présentent un aspect beaucoup plus simple. On peut distinguer deux plans, un dorsal formé de papilles longues et un ventral formé de papilles courtes. Les papilles de chaque plan étant divisées en deux groupes, il y a : 1° les groupes dorsaux droit et gauche

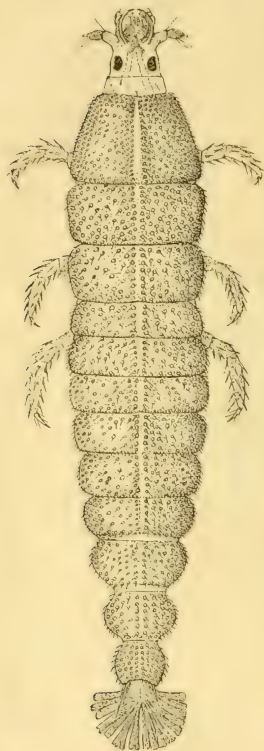


Fig. 29. — *Lampyris Bellieri*.
— Jeune larve prête à éclore,
longue de 5 millimètres. $\times$
40 (P).

composés chacun de quatre papilles (bifurquées chez *Lampyris*) et 2° les groupes ventraux droit et gauche composés chacun de deux papilles (bifurquées elles aussi), soit, chez *Lampyris*, seize papilles dorsales et huit ventrales.

Chez *Phausis Delarouzei* (nouveau-né, fig. 36) il y a un étage dorsal formé de quatre papilles bi ou trifurquées, et un étage ventral formé de quatre papilles plus courtes, à peine bifurquées à leur sommet. De nouvelles divisions se produisant dans la suite, l'appareil papillaire des larves plus âgées présente l'aspect compliqué représenté figure 8.

Chez la Luciole (*L. lusitanica*), les papilles anales ont une disposition plus simple encore (plus typique) en ce sens que, même chez les larves plus âgées, on n'observe pas de compli-

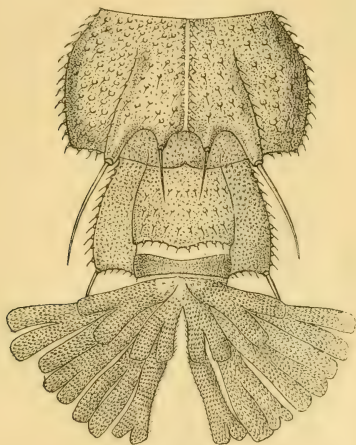


Fig. 30. — *Lampyris Beùtieri*. — Nouveau-né. Vue ventrale du bout postérieur avec les papilles anales évaginées. $\times 80$ (P).

cations nouvelles. Il y a donc, durant toute la phase larvaire, un plan dorsal formé de quatre papilles bifurquées et un plan ventral formé de quatre papilles simples, comme chez le nouveau-né du genre *Phausis*.

Le procédé qui m'a le mieux réussi pour observer les papilles anales du nouveau-né est de placer la larve sur le porte-objet dans une goutte d'eau, de la couvrir d'une lamelle et de changer celle-ci d'un poids, par exemple de 10 grammes. La pression suffit d'ordinaire pour faire sortir les papilles.



Fig. 31. — *Lampyris Bellieri*. — Viscères d'un embryon de 3 millimètres préparés dans l'eau salée éosinée, étalés sur le porte objet. $\times 40$ (P).

Les deux petits corps représentés à droite et à gauche du bout postérieur de l'estomac sont les organes lobulés (ébauches des testicules) déjà visibles chez l'embryon.

Si l'on désire fixer la larve avec ses papilles évaginées, on immerge le porte-objet (toujours chargé de son poids) dans une cuvette de Petri remplie de liquide de Bouin ou d'eau formolée à 8 0/0 et laisse la mort se produire. La larve restant à plat, au cours de la fixation, ce procédé convient aussi, si l'on se propose de faire des coupes.

Dissection des embryons. — Les embryons de 3 à 4 millimètres peuvent être disséqués sans trop de peine. L'insecte ayant été placé sur le porte-objet dans une goutte d'eau salée éosinée, on cherche à déchirer les téguments et à les détacher à coups d'aiguilles, tout en respectant les viscères le mieux possible. La figure 31, empruntée à un embryon de 3 millimètres, donne des résultats obtenus, une idée assez exacte. La tête, encore surmontée des gaines des pièces buccales et des antennes répond à celle qui a été dessinée fig. 28. A droite se voit la chaîne nerveuse, à

gauche le tube intestinal, entre deux le vaisseau dorsal avec les cellules péricardiques.

Le cerveau est refoulé en arrière de la capsule, ainsi que le ganglion sous-œsophagien. Après ces deux centres (qui forment avec leurs connectifs un anneau traversé par l'œsophage) viennent les trois ganglions thoraciques relativement volumineux, rapprochés les uns des autres, puis les huit ganglions abdominaux notablement plus petits, à l'exception du dernier (g. génital) qui est de nouveau un peu plus gros. La longueur totale de la chaîne est de 2 millimètres.

Le tube intestinal comprend, comme chez la larve plus âgée, le pharynx, l'œsophage, le gésier, l'estomac et l'intestin. Le pharynx (invisible sur notre sujet) sera tout à l'heure étudié sur une coupe. L'œsophage, encore très court, est à peu près filiforme (sans dilatations).

Un petit ganglion est accolé à sa surface, intercalé sans doute sur le trajet du récurrent.

Le gésier relativement allongé, est déjà revêtu des fibres spiroïdes qui lui sont propres.

L'estomac est, à cause de la minceur de ses parois, difficile à isoler sans déchirures. Les préparations intactes le montrent sous l'aspect d'un sac volumineux, en forme de corne, rempli d'un liquide brun. Ce liquide qui s'accumule chez l'embryon constituera, chez la larve nouvelle éclos, une première provision de suc toxique.

L'intestin, un peu plus long que l'estomac, nous intéresse surtout à cause des tubes malpighiens qui s'y déversent. Ces tubes montrent en effet la disposition *en forme d'anses* qui caractérise les Lampyrides : La longueur de chacune des anses (calculée d'après la figure dessinée à la chambre claire) est chez notre sujet de 1 millimètre 1/2. Il ressort de cette observation que les anses malpighiennes des Lampyrides ne résultent pas (comme on aurait pu le supposer) d'une anastomose secondaire se produisant chez la larve, mais apparaissent déjà sous cette forme chez l'embryon.

Remarquons encore à propos de la figure 31, que les organes lobulés sont eux aussi bien apparents dans cette phase. Ayant constaté la présence de ces petits corps chez tous les embryons

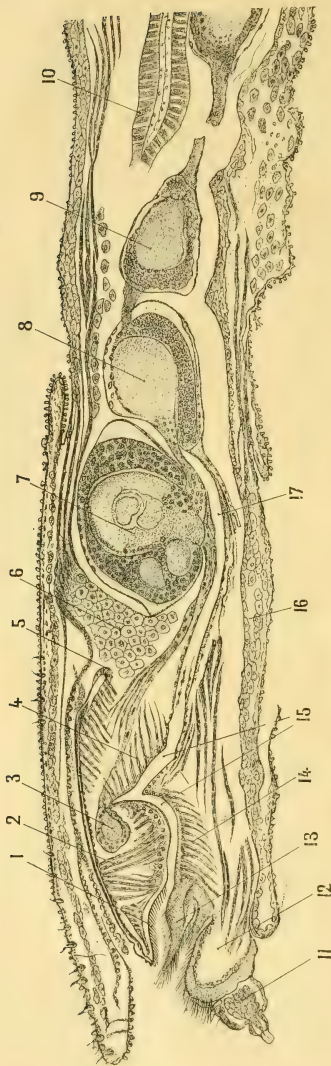


Fig. 32. — *Lampyris Bellieri*, nouveau-né. — Coupe sagittale de la partie antérieure du corps.

1, labre avec ses lames ciliées, 2, dilatateur supérieur du pharynx (faisceaux antérieurs), 3, ganglion frontal, 4, dilatateur supérieur (faisceaux postérieurs), 5, bord postérieur de la tête, 6, cellules graisseuses, 7, ganglion cérébroïde, 8, ganglion sous-œsophagien, 9, ganglion prothoracique, 10, gésier, 11, palpe labial, 12, palpigère du labium, 13, langue, 14, dilatateur inférieur, 15, pharynx, 16, mæchon musculo-membraneux, 17, œsophage (P).

examinés (au nombre de 5 ou 6) j'ai tout lieu de croire qu'ils existent, à ce moment, dans les deux sexes.

Coupes sagittales. — Ces coupes ont été faites sur quatre sujets nouveau-nés, dont deux fixés par le liquide alcoolique de Bouin et deux par le liquide Gilson, après section préalable en deux tronçons. Les blocs de paraffine ont été coupés au microtome à une épaisseur de 4 divisions = 0,01 millimètre. Les coupes ont été collées au moyen d'eau albumineuse (1/2 blanc d'œuf filtré pour 200 centimètres cubes d'eau). Cette eau a été, au cours du collage, maintenue à 40°, afin de pouvoir s'en servir pour étaler les coupes. La coloration en bloc (à l'hémalum-éosine) n'ayant pas pénétré assez avant, une 2^e coloration a été faite sur les porte-objets avec les mêmes colorants.

La coupe de la tête (fig. 32) fait voir la fente buccale, comprise entre le labre et la langue, avec les lames ciliées qui la traversent et, dans un plan plus profond, l'espace sous-lingual et le labium.

Le pharynx forme un coude très accusé (déjà signalé par R. VOGEL et K. HADDON). Les faisceaux du dilatateur supérieur, tendus de la capsule céphalique à la valve supérieure du pharynx, sont divisés en deux groupes, l'un antérieur inséré sur la valve supérieure en avant du coude de cet organe, l'autre postérieur inséré en arrière du coude.

Dans l'interstice des faisceaux antérieurs droit et gauche (sur la ligne médiane) se trouve le ganglion frontal, relié par le nerf récurrent aux ganglions cérébroïdes.

Placés au niveau du pronotum, *en arrière de la capsule céphalique*, les ganglions cérébroïdes présentent une partie centrale (substance ponctuée) de nature fibrillaire et une zone corticale constituée par des cellules. Dans l'espace compris entre l'occiput et le cerveau se voit un amas de cellules graisseuses, jouant le rôle d'un coussinet protecteur à l'égard des ganglions, au moment où la tête se retire dans son manchon. En arrière du cerveau se voit le ganglion sous-œsophagien, avec le connectif correspondant, et plus en arrière encore, le ganglion prothoracique (très rapproché du précédent).

Les dispositions observées sur la larve plus avancée (fig. 4, empruntée à *Pelania mauritanica*) se retrouvent, comme on voit, identiques chez l'insecte nouveau-né. C'est même ce der-

nier qui se prête le mieux à cette étude, la larve jeune (faiblement chitinisée) se laissant trancher au microtome bien plus aisément que la larve plus âgée.

Empruntée au bout postérieur du corps la coupe dessinée fig. 33 nous intéresse en ceci qu'elle montre l'un des organes lumineux déjà constitué de toutes pièces. Ces organes, au nombre de deux chez la larve de *Lampyris*, se trouvent dans les parties latérales de l'avant-dernier segment du corps. Plus rapprochés du côté ventral que du dorsal, ils offrent deux masses ovoïdes longues de 0^{mm},4 au moment de l'éclosion, formées de petites cellules polygonales disposées sans ordre. A l'opposé

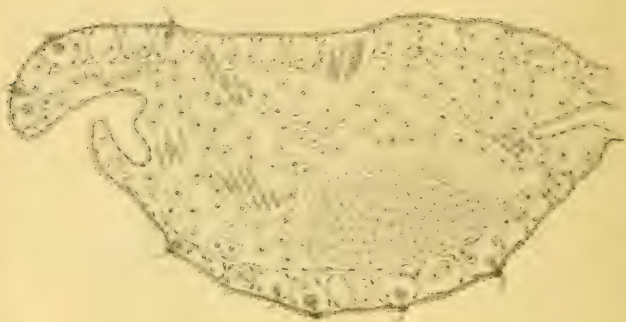


Fig. 33. — *Lampyris Bellieri*, nouveau-né. -- Coupe sagittale du bout du corps au niveau de l'un des organes lumineux larvaires. $\times 412$ (B).

des cellules graisseuses dont le noyau retient fortement l'hémalun et dont le cytoplasme est bourré de grains éosinophiles, les éléments photogènes ont un petit noyau rond faiblement coloré en violet et un cytoplasme rose-lilas sans granules bien apparents. Il faut un grossissement très fort pour parvenir à distinguer les granules d'une petitesse extrême auxquels (à ce qu'on suppose) la fonction photogénique est attachée.

Les cellules du tissu graisseux et celles des organes lumineux étant en somme très différentes, il me paraît peu probable que ces derniers organes tirent leur origine du corps graisseux. J'incline plutôt à penser que les organes phosphorescents des

larves se forment d'invaginations ectodermiques semblables à celles qui engendrent les stigmates et les trachées. On constate en effet chez les larves qui ont des organes lumineux multiples flottant librement dans l'abdomen (g. *Phausis*) que lesdites formations sont appendues aux trachées et ont, avec celles-ci, des connexions très intimes. Chez le *Phausis Mulsanti* dont les organes lumineux larvaires sont paraît-il au nombre de 16, il y a une relation directe entre ce chiffre et celui des stigmates de l'abdomen. Quant aux écharpes lumineuses qui caractérisent la femelle adulte (*Lamproyris* et *Phausis*), mon idée est qu'elles se forment, au cours de la période nymphale, de cellules détachées de la couche profonde de l'épiderme. Je suis donc entièrement d'accord avec le prof. R. Dubois qui, en suite de ses nombreux travaux sur la genèse du tissu éclairant (1898, 1913, 1914), est parvenu à prouver que les cellules photogéniques procèdent, tant chez l'embryon que chez la nymphe, d'une différenciation de certains éléments de l'épiderme.

La figure 33 (empruntée au nouveau-né) nous intéresse encore au point de vue de l'origine du corps graisseux. Tandis que chez les larves âgées de quelques mois, le corps graisseux est (sauf dans certaines régions) constitué par des globes pluricellulaires [chaque globe comprend un certain nombre de cellules polyédriques exactement juxtaposées], les coupes pratiquées sur le nouveau-né montrent dans la cavité du corps, à la place du futur tissu graisseux, des cellules ovoïdes ou anguleuses isolées les unes des autres. Ainsi dans la figure 33, toutes les cellules dessinées à l'intérieur du corps, à part celles de l'organe lumineux, sont manifestement des cellules graisseuses en formation.

Comment cette donnée étant acquise, faut-il se représenter le développement des boules graisseuses ?

On peut faire deux suppositions. Ou bien les éléments les plus voisins s'unissent et se soudent les uns aux autres, ou bien une cellule d'abord unique se divise successivement en plusieurs cellules-filles qui restent réunies en une masse. Ce second mode est, d'après mes observations, le plus plausible. On ne voit pas en effet, sur des larves plus âgées, des éléments de cette sorte s'accoler les uns aux autres, tandis que l'on

observe sur toutes les coupes, des cellules graisseuses en voie de division, par exemple, sur les sujets jeunes, des cellules à deux noyaux. La conclusion qui s'impose est que les boules graisseuses des Lampyrides dérivent d'éléments unicellulaires, primitivement indépendants les uns des autres. C'est peu à peu également que la cellule graisseuse se modifie et qu'à un cytoplasme d'apparence homogène succède, chez la larve plus avancée, un corps cellulaire chargé de granulations éosinophiles et vaguement divisé en une sorte de réseau.

Une dernière observation se rapporte au développement des logettes de la peau. Nous avons vu ci-dessus que, chez le Lam

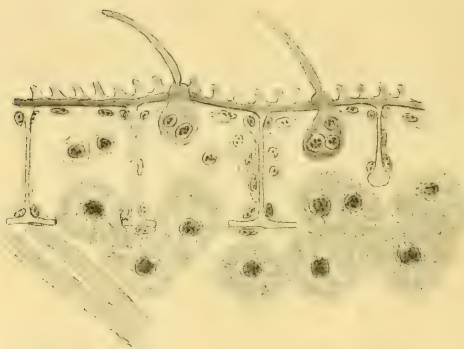


Fig. 34. — *Lampyris Bellieri*, nouveau-né. — Coupe perpendiculaire des téguments. $\times 400$ (B).

pyre noctiluke, la peau de la larve présente une structure particulière. Il y a en dessous de la couche chitineuse pigmentée, dans certaines régions du corps, une zone constituée par des logettes juxtaposées, disposées sur un plan, en rapport chacune avec un poil épais incliné et incurvé. Ces logettes, qui vues d'en haut offrent un contour arrondi, se montrent sur la coupe exactement quadrangulaires. Elles ont en effet, en sus du plafond légèrement bombé sur lequel le poil s'implante, un plancher horizontal et deux parois latérales (mitoyennes) abordant le plancher à peu près à angle droit.

Quelle est l'origine de ces logettes? Quelle est leur significa-

tion morphologique ? L'étude des coupes pratiquées sur le *Lampyre* nouveau-né permet de répondre d'une manière satisfaisante à ces questions.

Un premier fait à noter est que, dans la phase qui nous occupe, les logettes sont, au niveau de leurs futurs planchers, encore largement ouvertes, si bien que les cellules graisseuses sous-jacentes procèdent librement à l'intérieur.

Très instructive à cet égard, la figure 34 rend compte également du développement des logettes. Il y a des travées cellulaires qui se détachent de l'épiderme de distance en distance, des deux côtés des plaques sur lesquelles les poils sont implantés. Traversant la fente lymphatique sous-cutanée, ces travées s'enfoncent dans la profondeur du côté du corps graisseux. Les cellules constitutives de ces travées ayant la propriété d'engendrer des cuticules, on voit apparaître dans chacune de ces cloisons une lame homogène, faiblement chitinisée (offrant les caractères des cuticules) qui, si l'on traite par l'éosine, se colore en rose pâle. Quelques cellules plates persistent çà et là sur les faces libres de ces lames.

Les cloisons en voie de formation diffèrent d'ailleurs suivant qu'elles sont encore à mi-hauteur ou qu'elles ont atteint leur hauteur définitive. Les cloisons arrêtées à mi-chemin (fig. 34) se terminent par un bourrelet (en forme de massue sur la coupe) au-dessus duquel sont, le plus souvent, appliqués deux noyaux. Les cloisons qui ont atteint le niveau du plancher portent, au lieu d'un bourrelet, deux plaques horizontales insérées à angle droit, l'une à droite et l'autre à gauche.

La manière dont se forment les planchers des logettes s'explique dès lors aisément. Il suffit que les plaques horizontales s'accroissent quelque peu et s'unissent les unes aux autres. Ce processus, en vertu duquel les planchers des logettes se constituent (refoulant en dessous les cellules du corps graisseux) s'effectue d'ordinaire dans le cours des premiers mois.

Très minces à leur début, les cloisons latérales et les planchers s'épaississent dans la suite et forment autour des logettes de vraies capsules.

Un détail qui m'a frappé est que le nombre des leucocytes contenus dans les logettes s'accroît avec l'âge d'une manière manifeste. Je me rappelle une larve déjà grandelette chez

laquelle plusieurs logettes renfermaient 12 à 20 de ces cellules.

Une prolifération des leucocytes à l'intérieur des logettes paraît néanmoins fort peu probable. Les planchers des logettes offrant fréquemment, même chez les larves de grande taille, des solutions de continuité très évidentes, il faut plutôt admettre, dans les cas de cette sorte, une migration des cellules rondes contenues dans le sang.

Les logettes sous-cutanées du *Lampyre noctiluque* disparaissent à l'époque où la larve se change en nymphe. Devenue beaucoup plus mince, la peau de l'imagó n'en montre plus.

Nouveaux essais d'élevage. — Reprenant en 1921 les essais d'élevage commencés en 1920, je m'adressai cette fois au Ver luisant provençal (*Phausis Delarouzei*) espèce qui fait sa ponte à la fin de mai ou au commencement de juin.

Ayant, dans la période comprise entre le 28 mai et le 10 juin, placé quelques couples de ces *Phausis* sous des entonnoirs garnis de mousse, j'eus la satisfaction d'observer le 7 juillet la première éclosion des jeunes larves. J'en obtins du 8 au 10 juillet une quarantaine.

L'incubation avait duré de 36 à 38 jours.

Plus petit que celui du *Lampyris Bellieri*, le nouveau-né du *Phausis Delarouzei* mesure environ 4 millimètres (fig. 33). Il se distingue d'ailleurs du précédent par sa couleur plus pâle, d'un gris jaunâtre, et par sa forme plus élargie. La tête, relativement petite, est portée par un col musculo-membraneux long et flexible.

La pigmentation du nouveau né étant encore peu accusée, le corps est assez transparent pour que le système trachéen puisse être observé à travers les téguments, sans qu'il soit nécessaire de disséquer. Les sujets montés dans la glycérine gélatinée phénolée donnent à cet égard des résultats très favorables. Ce liquide de consistance sirupeuse (lorsqu'on l'emploie à peu près froid) offre, à l'opposé des essences, l'avantage de ne pas pénétrer dans les trachées et de ne pas en chasser l'air.

La figure 36 (vue dorsale du bout du corps) est spécialement destinée à faire voir la disposition des papilles anales. Ces organes ayant été décrits page 41, il est inutile d'y revenir.

Le *Phausis Delarouzei* nouveau-né a, comme le jeune

Lampyre, des organes lumineux déjà formés. Ayant, dans la soirée du 11 juillet, examiné quelques larves de cette espèce

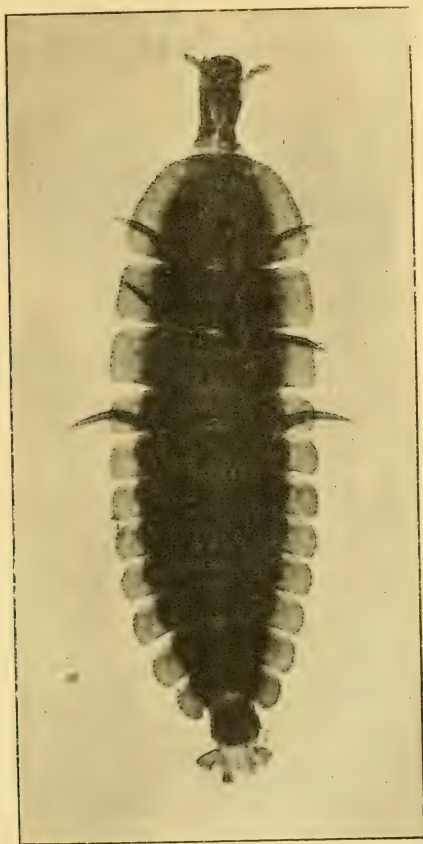


Fig. 35. — *Phausis Delarouzei*, nouveau-né long de 4 millimètres. Glycérine gélatinée phénolée. Photographure. $\times 30$

écloses dans la matinée [ces larves posées sur un brin de mousse avaient été enfermées dans un tube] je vis distinctement de

petits points lumineux s'allumer dans la nuit à l'intérieur du récipient. Répétée le 13 juillet en présence d'autres personnes, la même expérience donna des résultats encore plus démonstratifs. S'aidant d'une loupe à court foyer, les divers observateurs réussirent à discerner dans l'obscurité les points éclair-



Fig. 36. — *Phausis Delarouzei*, nouveau-né asphyxié par immersion (légèrement comprimé). Vue dorsale du bout du corps. Glycérine gélatinée phénolée. $\times 72$. Le groupe ventral des papilles anales se voit vaguement par transparence (B).

rants disposés par paires, au nombre de quatre pour chaque larve, plus ou moins distincts suivant la position occupée par celle-ci.

L'élevage des œufs de *Phausis Delarouzei* n'avait, à ma connaissance, pas encore été tenté.

La Luciole, Aix-en-Provence, novembre 1921.

OUVRAGES CITÉS

1850. KIESENWETTER, H. von. — *Stettiner entom. Zeit.*, p. 224.
 1851. — *Ann. Soc. ent. France*, p. 387.
 1857. NEWPORT, — On the natural History of the Glowworm (*Lampyrus noctiluca*). *Proc. Linn. Soc. Zool.*, vol. I, London.
 1866. TARGIONI TOZZETTI, A. — Come sia fat to l'organo che fa lume nella Lucciola volante. *Mem. Soc. ital. Sc. nat.*, vol. I, Milano. — *Bull. Soc. entom. ital.*, vol. II (1870).
 1882. WIELOWIEJSKY, H. von. — Studien über die Lampyriden. *Zeits. f. wiss. Zool.*, vol. 37.
 1884. EMERY, C. — Unters. über *Luciola italica*. *Zeits. f. wiss. Zool.*, vol. 40.
 1886. MEINERT, F. — Gjennemborede Kindbakke hos *Lampyrus* og *Drilus*-Larverne. *Ent. Tidskrift*, VII. Kjöbenhavn.
 1904. HENNEGUY, F. — *Les Insectes*. Paris, pp. 57, 93, 95, 96.
 1909. FABRE, J.-H. — Le Ver luisant. *Revue des questions scientifiques*, Louvain. — *Les merveilles de l'instinct chez les Insectes*. Paris, 1913, p. 223.
 1910. WINTERSTEIN. — *Handb. d. vergl. Physiologie*, III. Die Produktion von Licht.
 1886. DUBOIS, R. — Les Etatérides lumineux. *Bull. Soc. zool. Fr.* T. 11.
 1898. — *Leçons de Physiologie générale et comparée*. Paris.
 1912. VOGEL, R. — Beitrag zur Anatomie und Biologie der Larve von *Lampyrus noctiluca*. *Zool. Anzeiger*, vol. XXXIX.
 1913. DUBOIS, R. — Sur la nature et le développement de l'organe lumineux du Lampyre noctiluque. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, T. 156, p. 730.
 1914. — Les animaux et les végétaux lumineux. *Congrès Assoc. française*. Le Havre, 30 juillet.
 1914. — La Vie et la Lumière. *Bibl. internat.* Paris.
 — — Article : Lumière, dans *Dict. de Physiol. de Ch. Richet*. Paris.
 1915. HADDON, Kathleen. — On the methods of feeding and the mouth-parts of the larva of the Glow-worm (*Lampyrus noctiluca*). *Proc. zool. Soc. London*, read february 23.
 1915. VOGEL, R. — Beitrag zur Kenntniss der Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyrus noctiluca*. *Zeits. f. wiss. Zool.*, vol. 112.
 1915. GEIPEL, E. — Beiträge zur Anatomie der Luchtorgane tropischer Käfer. *Zeits. f. wiss. Zool.*, vol. 112.
 1920. a. BUGNION, E. — Les organes lumineux du Ver luisant provençal (*Phausis Delarouzei*). *Volume inaugural*. Bâle.
 1920. b. — Les anses malpighiennes des Lampyrides. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, T. XLV, p. 33.
-

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES

PARASITES DE « PIERIS BRASSICÆ » L.

SOMMAIRE

I. PARASITES DE LA CHENILLE.

1. *Apanteles glomeratus* L.
2. Hyperparasites d'*Apanteles glomeratus* : *Tetrastichus rapo* Wlk ;
Dibrachys boucheanus Ratzb. ; *Eutelus mediterraneus* Mayr. ;
Habrocytus sp ? ; les *Hemiteles*.
3. *Anilastus ebeninus* Gray. et ses parasites. *Angitia* sp ?
4. *Compsilura concinnata* Meig.

II. PARASITES DE LA CHRYSSALIDE.

1. *Pteromalus puparum* L.
2. *Dibrachys* sp ?
3. *Pimpla instigator* F.

III. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

1. Rapports des parasites avec leur hôte.
2. Rapports des parasites entre eux. Le coparasitisme et l'hyperparasitisme.
3. Le déterminisme de la ponte. La nutrition aux dépens de l'hôte.
4. L'accouplement. La reproduction chez les femelles vierges.
5. Le comportement et l'adaptation.

Il est peu d'insectes parasites qui aient été aussi étudiés que ceux qui vivent aux dépens de la Piéride du chou. Il peut donc sembler inutile et présomptueux d'entreprendre de nouvelles recherches à leur sujet. Mais la plupart des naturalistes qui s'en sont occupés se sont bornés au point de vue descriptif, sans essayer d'en extraire quoi que ce soit de général, ce qui n'était pas le but que je me proposais.

D'autre part, mes observations m'ont fourni un nombre considérable de faits qui avaient échappés à mes prédécesseurs, tels que ce curieux phénomène du guet chez le *Pteromalus puparum*, la parthénogénèse thélytoque d'un *Hemiteles*,

l'étrange et inutile attirance du *Tetrastichus rapo* par les chenilles de Piérides saines, la série de réflexes déclanchant la ponte chez le *Pimpla instigator*, la reproduction parthénogénétique et la nutrition aux dépens de l'hôte chez des Hyménoptères où on ne les connaissait pas. J'ai ajouté, d'ailleurs, plusieurs espèces à la liste des ennemis de l'*Apanteles* : *Eutelus mediterraneus*, *Hemiteles longicauda* et *Habrocytus* sp ?, et une autre à ceux de la Piéride, un *Dibrachys* qui, fait inattendu, est endoparasite, contrairement à son congénère le *Dibrachys boucheanus*. On voit donc que le sujet le plus rebattu peut encore donner des résultats nouveaux pour qui l'aborde avec des préoccupations nouvelles.

Je me suis limité volontairement à l'étude des Piérides confinées sur un très petit territoire consistant dans les cultures de Crucifères voisines de l'Ecole d'Agriculture de Montpellier. Les interactions des parasites entre eux et avec la Piéride constituant le principal objet de ces recherches, il était nécessaire de m'en tenir à des espèces réagissant effectivement les unes sur les autres, et par conséquent groupées sur un espace restreint.

L'exposé de ce travail comprendra trois parties. Dans la première, j'étudierai les parasites de la chenille et leurs hyperparasites ; dans la seconde, ceux de la chrysalide. Ces deux catégories sont en effet bien tranchées, car les espèces qui éclosent de la nymphe dérivent d'œufs qui y ont été pondus, et celles qui se développent dans la larve ne passent pas dans la chrysalide. La *Compsilura concinnata* fait parfois exception, car un grand nombre de ses larves ne sortent de la Piéride qu'un peu après sa métamorphose. Quant aux insectes qui pondent dans l'œuf, notamment le *Polynema ovulorum*, ils faisaient défaut dans le consortium qui fait l'objet de ces observations.

La troisième partie sera consacrée à la discussion d'un certain nombre d'idées générales suggérées par les faits exposés dans les deux premiers chapitres ⁽¹⁾.

(1) J'adresse mes remerciements à M. le Dr MARI, de Gênes, pour avoir bien voulu m'aider de ses lumières dans l'identification des Chalcidiens, et à MM. GRASSÉ et SUIRE, pour m'avoir adressé à Paris, lors de mon départ de Montpellier, à l'automne de 1921, du matériel qui m'a permis de mettre au point quelques observations.

I. — PARASITES DE LA CHENILLE

1. — *Apanteles glomeratus* L.

Ce Braconide est le plus important des parasites de la chenille de *Pieris brassicae*. Comme il est extrêmement répandu, son étude a été poursuivie, depuis RÉAUMUR, par une foule d'observateurs et je puis donc être assez bref sur son compte.

En négligeant les travaux anciens, la biologie de l'*Apanteles* a été reprise dans ces dernières années, en Italie par MARTELLI (1907), en Allemagne par ADLER (1918-1920), en France par GAUTIER (1918-1919), en Angleterre par GATENBY (1919). Les données fournies par ces auteurs ne diffèrent que par des détails très secondaires, et mes propres observations me permettent de les confirmer. Il y a lieu seulement de ne pas tenir compte des publications fantaisistes de FABRE qui prétend que l'*Apanteles* pond dans les œufs du *Pieris*, et de celles de JEGEN (1918) qui lui fait accoler son œuf extérieurement à la peau de la chenille et qui explique la rapidité du développement embryonnaire par la nécessité où est la larve d'éclore avant la mue de son hôte.

J'ai observé la ponte à maintes reprises, sur de très petites chenilles. Le stade le plus favorable est celui qui suit immédiatement l'éclosion et pendant lequel les jeunes larves de *Pieris*, comme celles de beaucoup de Lépidoptères, dévorent la coque de leur œuf. ADLER (1920) prétend même que c'est à ce moment précis seulement que la ponte est possible, parce que, dès que la petite chenille a mangé du chou, elle crache du jus de plante sur le Braconide qui fuit. Il y a là de l'exagération. J'ai pu m'assurer que l'*Apanteles* est encore susceptible de déposer son œuf sur des Piérides de quelques jours. C'est un insecte robuste qui maîtrise parfaitement les chenilles en train de se nourrir et reste insensible à leurs réactions défensives.

MARTELLI est plus près de la vérité en affirmant que l'*Apanteles glomeratus* pond dans des chenilles de 1 à 2 jours et qu'il peut même déposer ses œufs dans des individus âgés de 3 jours lorsqu'il y est forcé. Sans mettre en doute ce dernier fait, je le tiens pour exceptionnel, car, dans mes observations, des chenilles de 3 jours ont laissé le Braconide complètement indiffé-

rent. Mais je l'ai vu pondre très souvent aussi bien sur des chenilles de 2 ou 3 jours ayant mangé que sur celles qui venaient d'éclore et étaient occupées à ronger leur coque.

En ce qui concerne la ponte dans l'œuf admise par FABRE, je n'ai jamais vu les œufs de *Pieris* exercer une attirance sur les *Apanteles*, même lorsque leur teinte, virant au gris, annonce l'imminence de l'éclosion. GAUTIER dit cependant que la ponte dans l'œuf peut se produire exceptionnellement lorsque l'insecte est privé de chenilles, mais que dans ce cas les œufs n'éclosent pas, ou donnent des chenilles indemnes. Il est possible que FABRE ait généralisé une observation accidentelle, sans prendre la peine d'observer la suite du développement.

L'*Apanteles* est apte à pondre dès qu'il est éclos. Aussitôt qu'il se trouve en présence de chenilles de taille convenable, il s'y porte rapidement, les maîtrise brutalement, et, courbant son abdomen entre ses jambes postérieures, perce le corps de sa victime avec sa tarière. L'opération ne dure que quelques secondes pendant lesquelles la chenille reste immobile.

La description de MARTELLI, qui insiste sur les attitudes timides du Braconide et les tentatives prudentes et répétées qui précèdent la ponte, ainsi que sur les secousses et les réactions défensives de la Piéride, ne correspond pas à ce que j'ai vu : la chenille reste passive ou à peu près devant l'attaque brusquée de l'*Apanteles* qui n'a jamais besoin de s'y reprendre à plusieurs fois pour arriver à ses fins. Dès que la ponte est terminée, l'*Apanteles* se traîne sur le côté à plusieurs reprises en frottant son abdomen à la feuille de chou, et essuie sa tarière.

L'adulte apparaît dès la fin de mars à Montpellier, et ses générations se succèdent jusqu'à l'automne, la rapidité du développement étant proportionnelle à la température. Tout le cycle s'accomplit en trois semaines dans le gros de l'été. Les derniers individus de l'année qui sortent des chenilles en novembre, passent l'hiver dans leur cocon, non à l'état de nymphe, mais de larve, pour se métamorphoser seulement à la fin de l'hiver. En été, au contraire, la nymphose a lieu trois jours environ après le filage du cocon. La larve, décrite en détails, notamment par SEURAT, est bien connue. Le stade le plus jeune, en particulier, est remarquable par son énorme vésicule caudale et l'absence de trachées.

On sait que les *Pieris* parasitées ne se distinguent des autres ni par leur aspect ni par leur comportement. Peut-être pourrait-on admettre qu'elles quittent le chou pour vagabonder un peu plus tôt que les chenilles saines, car la sortie des *Apanteles* se produit souvent un peu avant que la chenille ait atteint toute sa taille, mais la différence est bien faible et provient sans doute de l'amaigrissement dû au parasite. Le mode de percement de la peau de l'hôte a été exactement décrit par tous les auteurs, sauf par FABRE qui prétend que toutes les larves sortent par une fente latérale commune. En réalité, la chenille est perforée, surtout sur les flancs, d'autant de trous qu'il y a de parasites, mais ces ouvertures se ressèrent aussitôt après leur passage de sorte qu'elles deviennent presque invisibles et que la chenille ne perd pas une goutte de sang. Le filage de la soie commence dès que la larve est engagée dans l'ouverture et bien avant qu'elle ait terminé sa sortie.

Les cocons sont, comme on le sait, agglomérés en un amas recouvert d'une enveloppe commune. Le nombre des larves pouvant cohabiter dans une même chenille est très variable : il est en général de 18 à 25, mais peut monter jusqu'à 45 et descendre jusqu'à 1. La chenille, après la sortie de ses parasites, languit sans s'écarter des cocons, ne s'alimente plus, et meurt après un maximum de huit jours.

Avec la majorité des auteurs, je n'ai jamais vu de telles chenilles se chrysalider. Cependant RÉAUMER (1736, t. II, p. 420) dit, en parlant des larves de *Pieris* parasitées par l'*Apanteles* : « Quelques-unes même, malgré toutes les playes qui leur « avaient été faites pour donner des sorties à tant de vers, se « métamorphosèrent en crisalides, mais en crisalides qui péri-
« rent bientôt ». MARTELLI, GAUTIER et d'autres admettent que les chenilles meurent sans aucune exception avant de se chrysalider. GATENBY (1919) est pourtant d'un avis opposé et tend à donner raison à RÉAUMER. D'après lui la chenille peut parfois se nymphoser lorsque le nombre des parasites est petit. Un individu aurait même donné l'adulte. De toute façon, ce dernier cas ne peut qu'être très exceptionnel.

L'*Apanteles glomeratus* attaque non seulement toute les espèces du genre *Pieris*, mais celles de beaucoup d'autres Lépidoptères de toutes les familles : *Aporia crataegi*, *Vanessa urticae*,

Macroglossa stellatarum, *Smerinthus populi*, *Zygana ephialtes*, *Bembecia hylæiformis*, *Lymantria monacha* et *dispar*, *Euprocotis chrysorrhæa*, *Notodonta zie-zag*, *Abraxas grossulariata*, *Phygalia pedaria*.

Mais beaucoup de ces hôtes sont accidentels. Même en ce qui concerne les *Pieris*, GAUTIER admet que l'on ne trouve guère que 2 0/0 de *Pieris rapæ* attaqués contre 95 0/0 de *Pieris brassicæ* ⁽¹⁾. Cependant l'*Apanteles glomeratus* fut introduit dans l'Amérique du Nord dans le but de combattre *Pieris rapæ* et remplit son rôle efficacement. Le même *Apanteles* est aussi le principal parasite d'*Aporia crataegi*, du moins à Montpellier, et c'est l'espèce désignée par RATZBURG sous le nom de *Microgaster crataegi*. L'*Apanteles spurius*, très abondant également chez l'*Aporia*, ne pond jamais, à ma connaissance, dans *P. brassicæ*, bien qu'il ait été cité parmi ses hôtes. En 1920, lors d'une invasion exceptionnelle d'*A. crataegi*, j'observai une très forte proportion de ces chenilles attaquées par *A. spurius*, tandis que les Piérides d'un champ de choux, presque confitu, s'en montrèrent constamment indemnes.

En résumé, *A. glomeratus*, sans être spécifique, est avant tout un parasite des *Pieris* et genres voisins (*Aporia*). Ses autres hôtes, à part peut-être *Abraxas grossulariata*, sont des hôtes de fortune. Il en est sûrement ainsi pour les Vanesses, car sur le même mur où un nombre immense de Piérides parasitées venaient se fixer, deux chenilles de Vanesses : *Pyrameis cardui* et *Polygonia egea*, vivant sur la Pariétaire, restèrent complètement indemnes d'*Apanteles glomeratus*, quoique parasitées par une autre espèce du même genre.

2. — Hyperparasites d'*Apanteles glomeratus*

L'*Apanteles glomeratus* étant très abondant sert de proie à un grand nombre d'autres insectes. Les Fourmis, *Cremastogas-*

(1) L'opinion de CUÉNOT (*Les moyens de défense dans la série animale*, p. 83), d'après laquelle l'immunité relative de *Pieris rapæ* serait due à l'homochromie, n'est pas soutenable, l'*Apanteles* pondant dans les petites chenilles qui, chez *rapæ* comme chez *brassicæ*, sont de la même teinte grise et nullement homochromes avec la feuille de chou. *P. rapæ* est moins parasitée simplement parce que les œufs de cette espèce sont éparpillés et non agglomérés comme ceux de *P. brassicæ*.

ter et autres, détruisent une grande quantité de ses nymphes. Les Hyménoptères parasites qui l'attaquent sont nombreux et comprennent à Montpellier les espèces suivantes :

Tetrastichus rapo Wlk.

Dibrachys boucheanus Ratz.

Eutelus mediterraneus Mayr.

Habrocytus sp ?

Hemiteles fulvipes Grav.

Hemiteles longicauda Thoms.

Il est à remarquer que tous ces hyperparasites pondent dans le cocon du Braconide et qu'aucun n'atteint sa larve tant qu'elle est dans le corps de la Piéride. Si l'on en croit MARTELLI, il faut faire exception pour le *Tetrastichus rapo*, mais je ne l'ai vu déposer son œuf et se développer que dans les cocons de l'*Apanteles*.

Tetrastichus rapo Wlk.

Ce très petit Chalcidien, d'un vert-bleu métallique, est probablement le même que le *Diptolepis microgastri* décrit par BOUCHÉ comme sortant des cocons de l'*Apanteles glomeratus*. Cependant MASI est d'avis que l'espèce de BOUCHÉ peut tout aussi bien être rapportée au *Dibrachys boucheanus*, de sorte que, dans le doute, il vaut mieux adopter le nom de WALKER.

On connaît actuellement trois hôtes de ce *Tetrastichus*, tous trois parasites des *Pieris*. MARTELLI l'a obtenu d'*Apanteles glomeratus* et d'*Anilastus ebeninus*, et je l'ai également élevé dans les cocons de ces deux insectes. Récemment GAUTIER et RIEL (1921) ont signalé son parasitisme aux dépens de l'*Apanteles rubecula* Marsh., ennemi de la chenille de *Pieris rapæ*.

Les femelles de *Tetrastichus* ne s'accouplent qu'une fois ; mais le mâle les harcèle sans cesse. Il ne semble pas faire de différence entre les femelles vierges et celles qui ont été fécondées, cas fréquent chez les Chalcidiens, et qui contraste avec ce qui se passe chez les Ichneumonides tels que les *Pimpla*. Dès qu'une femelle est dans son voisinage, il se juche sur son thorax, la caresse des pattes et des antennes, puis recule de temps

à autre pour tenter un rapprochement toujours refusé. Ces importunités continuelles du mâle dérangent beaucoup les femelles pendant qu'elles sont occupées à pondre.

L'étude de la ponte et du mode de parasitisme m'a donné beaucoup de mal, car, mes observations me mettant en désaccord avec mes prédécesseurs, j'ai dû instituer des expériences aussi nombreuses et variées que possible afin de vérifier ma façon de comprendre les faits.

J'exposerai d'abord les observations de mes devanciers et je donnerai ensuite ma propre manière de voir.

SEURAT (1899) a très vraisemblablement étudié cette espèce, sous le nom de *Diplolepis microgastri*. D'après lui ce Chalcidien pond ses œufs, à travers la peau des chenilles de *Pieris brassicae*, dans les jeunes larves d'*Apanteles glomeratus*, alors que celles-ci sont très petites et n'ont pas encore de trachées visibles. Cet auteur a observé des larves d'*Apanteles* renfermant une vingtaine d'œufs de l'hyperparasite. Le Chalcidien ne sort de l'hôte que quand celui-ci a filé son cocon ; à ce moment il dévore tout, sauf la peau, et opère sa nymphose dans la coque de sa victime.

MARTELLI (1907) ne cite pas l'auteur français, et arrive à des conclusions analogues. Pour lui, le *Tetrastichus rapo*, qui pond dans les chenilles de 12 à 20 millimètres, choisit celles qui hébergent des larves d'*Apanteles* ou d'*Anilastus* et les reconnaît avec une grande facilité. Le *Tetrastichus* perfore donc avec sa tarière, d'abord la peau du *Pieris* et ensuite celle de la larve sous-jacente. La larve du *Tetrastichus* ne nuit pas à l'hôte dans lequel il vit tant que celui-ci se trouve dans le corps de la Piéride, de sorte que les larves d'*Apanteles* peuvent atteindre leur complet développement dans la chenille, en sortir et filer leur cocon ; de même l'*Anilastus* parvient à filer le sien. L'œuvre destructrice des larves de *Tetrastichus* ne s'accomplit que quand l'hôte est proche de la nymphose. Alors les Chalcidiens sortent de la dépouille de leur victime, restent dans son cocon et y terminent leur évolution. MARTELLI est en désaccord avec SEURAT sur un point : il dit que le nombre des larves de *Tetrastichus* susceptibles de vivre dans un *Apanteles* est en moyenne de 3 et ne peut dépasser 4, tandis que SEURAT a observé une vingtaine d'œufs dans les jeunes larves du Bra-

conide. Mes constatations donnent raison à MARTELLI, mais il faut compter avec la concurrence vitale.

GAUTIER et RIEL (1921) admettent aussi que le *Tetrastichus rapo* dépose ses œufs dans la larve de l'*Apanteles rubecula* à travers le corps de la chenille de *Pieris rapæ*. L'adulte sort beaucoup plus tard, lorsque l'*Apanteles* a filé son cocon.

Convaincu de l'exactitude des faits décrits par ces divers auteurs, je me suis acharné à les vérifier sans pouvoir y parvenir, et la série d'expériences suivante m'a conduit à une conception très différente du mode de parasitisme de *Tetrastichus rapo* :

1^{re} série d'expériences. Ponte dans les petites chenilles parasitées. — Des petites chenilles sont livrées, le jour même de leur éclosion, à des *Apanteles* qui y déposèrent leur œufs. Deux ou trois jours après, elles sont mises en présence d'une douzaine de *Tetrastichus rapo* femelles. Celles-ci les abordent aussitôt de telle façon qu'il semble bien que la proie leur convient. La ponte paraît cependant fort difficile par suite des réactions violentes des chenilles sur le compte desquelles je reviendrai. Ce n'est souvent qu'au bout d'une heure, et quelquefois bien davantage, que le *Tetrastichus*, juché sur le dos de sa victime, parvient à enfoncer sa tarière et à la maintenir assez longtemps pour donner l'impression que l'œuf a été déposé. Néanmoins, après une cohabitation de 24 heures, pendant laquelle j'ai assisté de *visu* à de très nombreuses piqûres, je considère que la totalité, ou du moins la grande majorité, des chenilles apantélisées a dû recevoir la ponte de l'hyperparasite.

Le lot parasité, et supposé hyperparasité, est ensuite nourri sur feuilles de chou. Petit à petit, dans les jours qui suivent, une mortalité, qui devient de plus en plus forte, s'observe dans l'élevage. Certaines chenilles résistent 5 jours, d'autres 8 ou 10, mais aucune ne dépasse une douzaine de jours. Je dissèque à mesure la presque totalité des Piérides mortes ; dans chacune d'elles je retrouve les larves primaires de l'*Apanteles* avec leur vésicule anale. Beaucoup sont encore vivantes elles n'ont pas encore de trachées et tous leurs organes sont visibles par transparence, de sorte qu'il serait très facile d'y déceler l'œuf ou la larve du *Tetrastichus*. Mais aucune ne renferme ni œufs ni lar-

ves du Chalciden, et il n'en existe pas non plus dans les organes ni dans la cavité générale de la chenille.

Cette expérience fut recommencée plusieurs fois de suite avec des variantes. Parfois la durée séparant la ponte du Braconide de celle du *Tetrastichus* fut espacée de quelques jours, d'autres fois les chenilles furent livrées aux Chalcidiens au sortir de l'étreinte des *Apanteles*. Dans tous les lots le résultat fut le même : toutes les chenilles moururent en un temps plus ou moins long, et, disséquées vivantes ou mortes, aucune ne présenta le moindre *Tetrastichus* à quelque stade que ce fut.

2^e série d'expériences. *Ponte dans de jeunes chenilles indemnes.* — Une centaine d'œufs de *Pieris* sont déposés dans un tube avec quelques *Tetrastichus* qui restent indifférents. Dès que les chenilles éclosent, et pendant qu'elles mangent leur coque, les Chalcidiens se portent sur elles et font des tentatives de ponte, absolument comme pour les chenilles apantélisées. A ma grande surprise, je les vois persévérer et parvenir à enfoncer leur tarière dans tous les individus du lot, et je puis me convaincre que contrairement aux affirmations de MARTELLI, le *Tetrastichus* ne fait aucune différence entre les individus indemnes et ceux qui sont parasités. Cinq jours après, toutes les chenilles de cette ponte sont mortes ; aucune d'entre elles, après dissection, ne recèle d'œufs ni de larves du Chalcidien.

De petites chenilles de deux jours sont exposées aux *Tetrastichus*. Elles sont piquées et meurent au bout de 5, 8 ou 10 jours. Aucune n'est parasitée.

3^e série d'expériences. *Chenilles de grande taille.* — Des chenilles arrivées à la fin de leur croissance sont isolées dans un récipient contenant une quinzaine de femelles de *Tetrastichus*, ou davantage, par chenille. Les Chalcidiens se portent instantanément sur leur dos. Ils subissent donc très fortement leur attirance, comme celle des petites ; mais ici ils n'ont à engager aucune lutte ; les grosses chenilles réagissent à peine et se laissent piquer presque passivement. Aussi les Hyménoptères s'occupent-ils sans relâche à enfoncer leur tarière sur toutes les régions du corps.

Au bout d'un certain temps les chenilles ainsi piquées sont presque complètement paralysées. Quelques-unes le sont encore le lendemain et meurent au bout de 24 heures. D'autres

se rétablissent et se transforment le surlendemain en chrysalides qui donneront des papillons.

Les autres sont ouvertes, mortes ou vivantes, et ne renferment pas d'œufs du *Tetrastichus*.

D'autres essais sont faits en se servant de chenilles un peu moins grosses, ou en diminuant le nombre des agresseurs. Dans ce dernier cas, la paralysie est moins complète et la *Pieride* s'en remet promptement. Mais de toute façon, la totalité des chenilles est trouvée indemne à l'autopsie.

1^{re} série d'expériences. Ponte dans les cocons d'Apanteles. — Je donne à des *Tetrastichus* des amas de cocons d'*Apanteles*. Ils s'y promènent lentement, les palpent des antennes, abaissent leur tarière et l'enfoncent verticalement à la manière des Chalcidiens.

Huit jours après, j'ouvre un certain nombre de cocons expérimentés. J'y trouve des larves d'*Apanteles* mortes, en pleine décomposition : leurs tissus sont remplacés par un liquide sanieux d'une teinte brune, malodorant et contenant une ou plusieurs larves de Chalcidiens qui ne peuvent appartenir qu'au *Tetrastichus*. Ces larves, qui sont bien vivantes et remuent les mandibules, flottent dans le liquide, et l'on voit par transparence que leur tube digestif est rempli de la même sanie dans laquelle elles sont plongées. Des adultes de *T. rapo* sortirent des cocons réservés par un trou de très petit calibre, ce qui leva tous les doutes.

Un grand nombre de pontes furent ainsi observées dans les cocons d'*Apanteles*. La dissection me montra toujours des larves de *Tetrastichus*, tantôt solitaires, tantôt grégaires au nombre de deux ou trois, mais en tout cas *toujours endoparasites, ayant tué leur victime, et se gorgeant du liquide en putréfaction* dans lequel elles flottent. Il est donc très facile de les distinguer des larves de *Dibrachys* qui vivent aussi dans les cocons d'*Apanteles*, mais qui sont *ectoparasites, ne tuent pas leur proie* et en aspirent les sucs frais. Les larves de *Tetrastichus* furent observées aussi dans les nymphes de l'*Apanteles* dont elles occasionnent la mort et la décomposition comme elles le font chez la larve.

La nymphe de *Tetrastichus rapo*, qui se trouve placée à nu, comme la plupart des nymphes de Chalcidiens, dans le cocon

de l'hôte, est facile à distinguer de celle du *Dibrachys boucheanus* par sa taille plus petite, la position de ses pattes en moindre extension, etc.

Les succès constants de ces expériences de ponte dans les cocons contrastent avec les insuccès de toutes les tentatives pour obtenir le développement dans les chenilles de quelque taille que ce soit, apantélisées ou non.

5^e série d'expériences. Ponte dans les cocons d'Anilastus. — J'offre aux *Tetrastichus* les tonnelets contenant le cocon de l'*Anilastus ebeninus*. Ils sont acceptés et piqués comme les cocons d'*Apanteles*. Quelques jours après, plusieurs de ces tonnelets sont ouverts; ils contiennent une larve ou une nymphe morte pleine d'un liquide putride dans lequel sont plongées de 12 à 15 larves de *Tetrastichus* bien vivantes, avec l'intestin rempli du fluide brunâtre dans lequel elles nagent. Les cocons non disséqués donnent issue par la suite, par un trou circulaire, à des *Tetrastichus* adultes.

Nous savons que MARTELLI admet que le Chalcidien pond dans l'*Anilastus* à travers la peau de la Piéride vivante. Il dit cependant que la larve de l'Ichneumonide peut être atteinte quelquefois quand elle a complètement dévoré l'intérieur de l'hôte et que le tégument de celui-ci a pris une teinte enfumée. Mes expériences montrent que c'est la règle. On ne peut pas parler d'hyperparasitisme véritable dans ce cas, c'est-à-dire de parasites emboîtés l'un dans l'autre et tous deux vivants. La peau de la chenille au moment de la ponte n'est plus qu'une enveloppe sèche et correspond au cocon de l'*Apanteles*.

En résumé, je crois pouvoir tirer de ces cinq séries d'expériences les conclusions suivantes :

1^o Les chenilles apantélisées ou non, grandes ou petites, exercent une puissante attraction sur le *Tetrastichus rapo* qui les perce de sa tarière avec ardeur. Rien ne nous autorise à penser, comme le prétend MARTELLI, que le Chalcidien choisit celles qui sont parasitées, ni qu'il les reconnaît avec facilité.

2^o Aucune des chenilles piquées, parasitées ou non, n'a permis le développement du *Tetrastichus*, ni dans ses tissus, ni dans ceux du parasite. Le venin du térébrant les fait périr à coup sûr lorsqu'elles sont petites, et même lorsqu'elles sont grosses si les piqures sont multipliées.

3° Le *Tetrastichus* pond dans les parasites de la chenille (*Apanteles* et *Anilastus*) mais seulement lorsqu'ils ont filé leur cocon et que la chenille est morte. Il tue son hôte rapidement et se développe dans son cadavre putréfié.

Ces conclusions, basées sur un grand nombre d'expériences que chacun peut répéter, sont donc fort opposées à la manière de voir de SEURAT, de MARTELLI et de GAUTIER et RIEL, et je ne me dissimule pas qu'il est troublant d'être en contradiction avec quatre naturalistes dont la bonne foi ne saurait être suspectée.

Ce l'est d'autant plus que j'ai parfaitement vu le *Tetrastichus* enfoncer sa tarière dans les chenilles. On peut se demander si mes prédécesseurs, ayant offert des chenilles apantélisées au *Tetrastichus* et l'ayant vu piquer, ne s'en seraient pas tenu là et n'auraient pas admis, sans plus ample informé, que les adultes qu'ils voyaient sortir des cocons provenaient d'œufs pondus dans la Piéride. J'étais disposé moi-même à le croire, jusqu'à ce que j'aie vu, d'une part que les chenilles ainsi piquées mouraient en peu de temps, et d'autre part que les chenilles indemnes étaient perforées avec autant d'ardeur que les parasitées. D'ailleurs il faudrait expliquer ce que SEURAT aurait pu prendre pour des œufs, car il dit nettement avoir vu une vingtaine d'œufs de *Diplolepis* dans le corps de très jeunes larves d'*Apanteles* n'ayant pas encore de trachées.

Je me suis demandé si l'on ne pourrait pas concilier toutes les observations. Le *Tetrastichus* est, somme toute, polyphage, puisqu'on lui connaît trois hôtes : deux Braconides, les *Apanteles glomeratus* et *rubecula*, et un Ichneumonide, l'*Anilastus ebe-ninus*. Il paraît sollicité par des attirances complexes puisqu'il pique les cocons des parasites et aussi les chenilles, depuis leur sortie de l'œuf jusqu'à la chrysalidation. Ne pourrait-on pas admettre qu'il infeste les *Apanteles*, tantôt dans le cocon après leur sortie comme je l'ai observé, tantôt dans la chenille, comme le veulent les auteurs précitées ? Mes échecs proviendraient alors de ce que je n'aurais pas su saisir le stade convenable et qu'au lieu de très petites chenilles apantélisées, âgées de quelques jours, j'aurais dû en offrir de grosses, contenant des larves de Braconide plus évoluées.

Cette manière de voir est possible et je serai très disposé à

l'admettre si des observations ultérieures la vérifient, mais elle se heurte à deux grosses objections : 1^{re} elle ne cadre pas avec les observations de SEURAT qui a décrit la ponte comme se faisant dans de jeunes chenilles renfermant de très petites larves n'ayant pas encore de trachées visibles, ce qui n'est pas le cas des chenilles moyennes et grosses, chez lesquelles les *Apanteles* se trouvent à des stades plus avancés.

2^o Nous savons qu'*Apanteles* et *Anilastus* sont tués dans leur cocon par le parasite et que celui-ci se nourrit d'une bouillie putride. Si donc le *Tetrastichus* se développait dans la chenille aux dépens des mêmes parasites, la même mort rapide surviendrait, et en admettant que le Chalcidien put poursuivre son évolution, c'est du corps de la chenille qu'il surgirait à l'état adulte, et SEURAT, MARTELLI, etc. disent qu'ils vivent dans la larve d'*Apanteles* sans la tuer, ce qui permet à celle-ci de sortir pour filer son cocon. C'est à ce moment seulement que le Braconide périt

Or j'ai toujours observé qu'une mort prompte était l'apanage de tout *Apanteles* dès qu'il était parasité. J'ignore si c'est le fait du venin maternel ou des mandibules larvaires, mais j'incline plutôt vers la première solution après avoir constaté les terribles effets de ce venin paralysant sur les chenilles de *Pieris*. Je considère donc comme tout à fait impossible qu'une larve jeune d'*Apanteles* parasitée par le *Tetrastichus rapo* puisse survivre assez longtemps pour filer son cocon.

Ou bien il faudrait admettre une double évolution : celle que j'ai vue, avec ponte dans le cocon, du type rapide, et mortelle pour l'hôte, et une seconde, compatible avec la description de SEURAT et de MARTELLI, avec ponte dans la chenille, du type lent, l'œuf, par exemple, éclosant tardivement, ou la petite larve attendant pour se nourrir l'issue au dehors de sa proie. A vrai dire, on peut théoriquement concevoir que l'œuf ou la jeune larve puissent évoluer différemment suivant le milieu dans lequel ils sont plongés. Il ne me semble pas possible de tout concilier sans être acculé à cette hypothèse. Mais on doit avouer qu'elle touche à la limite de la vraisemblance et que, si des recherches futures la confirmaient, la biologie du *Tetrastichus rapo* serait plus surprenante encore qu'elle ne paraît.

De toute façon je ne puis qu'exposer le résultat de mes pro-

pres observations, et sans vouloir nier les faits relatés par d'autres, je dois reconnaître qu'ils cadrent bien mal avec ce que j'ai constaté. Toutefois, même en admettant un développement possible dans les jeunes larves d'*Apanteles*, il n'en demeure pas moins établi que les Piérides saines exercent une attirance aussi forte que les parasitées et sont piquées de la même façon. fait extrêmement suggestif qui avait échappé à tous les observateurs.

Il est nécessaire maintenant d'éclaircir certaines questions qui se posent à la suite de mes expériences :

J'ai dit que ni œufs ni larves de *Tetrastichus* n'avaient été trouvés dans les autopsies pratiquées sur les chenilles piquées. Ce fait peut s'expliquer de deux façons : ou bien l'insecte pond effectivement lorsqu'il enfonce sa tarière, et l'œuf est ensuite résorbé par phagocytose. On sait que le fait a été vérifié par TIMBERLAKE dans le cas de *Limneria validum* pondant dans des chenilles ne convenant pas à son développement, et c'est une des voies par lesquelles le parasitisme aboutit à la spécificité.

Ou bien, au contraire, le *Tetrastichus* ne pond pas. J'expliquerai à propos du *Pimpla instigator*, que certaines excitations peuvent déclencher le réflexe de l'érection de la tarière et de la perforation de l'hôte, sans provoquer l'évacuation de l'œuf. Il peut en être ainsi dans le cas présent et il est très admissible que l'odeur du *Pieris* incite l'insecte à piquer, mais non à pondre. Des chenilles ouvertes peu après la piqure ne m'ont rien montré, mais l'œuf peut m'avoir échappé.

Les manœuvres de l'insecte donnent, il est vrai, l'impression d'une ponte effective : la femelle recourbe l'abdomen, en touche la chenille de la pointe, puis le relève et le maintient horizontal, tandis que la tarière reste verticale ; elle est enfoncée progressivement, parfois à demi, parfois jusqu'à la base, avec de petits coups saccadés pendant la montée ou la descente, suivis de torsion de l'abdomen, comme chez beaucoup de Chalcidiens, par exemple les *Pteromalus*, lorsque l'œuf s'engage dans le gorgeref.

On sait qu'un grand nombre de térébrants entomophages, et spécialement de Chalcidiens, utilisent leur appareil perforant pour faire sourdre des gouttelettes du sang de leur proie et

s'en nourrir. On pourrait donc se demander si la piqure des chenilles n'est pas, chez le *Tetrastichus*, exclusivement en rapport avec l'alimentation de l'adulte. J'ai vu, en effet, des *Tetrastichus rapo* s'abreuver du sang que leur tarière avait fait écouler ; mais ce fut très exceptionnellement, deux fois, je crois, sur plusieurs centaines d'observations. J'ai même été surpris de la rareté de cette pratique chez cet insecte, alors que chez les *Pteromalus*, les *Pimpla*, etc., elle est continue. Ce n'est donc certainement pas un besoin nutritif qui incite les *Tetrastichus* à piquer les Piérides. Ce geste est inutile, le plus souvent, et résulte d'une invincible attraction vraisemblablement olfactive.

Un autre point à élucider est la mort des chenilles piquées. Cette mort, avons-nous vu, se produit quelquefois de suite, parfois de 5 à 12 jours plus tard, lorsqu'il s'agit de jeunes Piérides ; quant aux grosses, elles ne périssent qu'en cas de piqures multipliées. La mortalité est la même chez les chenilles indemnes et chez celles qui sont apantélistées, et la cause n'en peut être cherchée dans de mauvaises conditions d'éducation. En effet certaines chenilles meurent immédiatement, et d'ailleurs les élevages de Piérides à partir de l'œuf sont très faciles à réussir, même lorsqu'on les a soumises à la ponte de l'*Apanteles*.

Le venin du Chalcidien est donc seul responsable. On sait que les térébrants sont munis d'un appareil venimeux, mais ce n'est que depuis peu d'années qu'un certain nombre d'observations éparses ont été faites sur son efficacité ; par exemple chez *Sycosoter Lavagnei* par LICHTENSTEIN et moi-même, et chez *Elasmus flabellatus*, par SILVESTRI. Le venin de *Tetrastichus rapo* est doué de propriétés paralysantes. Les jeunes chenilles piquées paraissent plongées dans une torpeur complète ; après le départ de l'Hyménoptère, elles demeurent étendues sur leur feuille, dans une totale inertie. Au bout d'une demi-heure, on observe quelques faibles mouvements dans la partie postérieure du corps, mais la tête et le thorax restent rigides, et ce n'est qu'une heure ou deux après que la Piéride est capable de se déplacer. De grosses chenilles piquées un très grand nombre de fois restèrent en torpeur jusqu'à leur mort.

Lorsque la paralysie rétrocede, ce qui est le cas des chenilles

de tout âge modérément piquées, la mort n'en est pas moins fatale, du moins chez les jeunes. Rien n'est plus surprenant, chez le Chalcidien, que cette invincible impulsion qui l'incite à tuer des familles entières de petites chenilles, sans utilité pour lui ni pour sa descendance.

Je n'ai pas encore décrit la façon dont le *Tetrastichus rapo* aborde les chenilles de Piérïde, et ce n'est pas ce qu'il y a de moins étonnant dans son comportement. Quand les femelles sont mises en présence de chenilles de deux ou trois jours, elles se promènent au milieu d'elles avec les apparences d'une grande circonspection, et donnent l'impression d'un dompteur circulant au milieu d'une troupe d'animaux dangereux. Elles les palpent des antennes, presque sans les effleurer, et se rapprochent avec lenteur, reculent et avancent alternativement, posant une patte l'une après l'autre et cherchant à grimper sur leur dos, le plus souvent par derrière. Au moindre attouchement les chenilles réagissent violemment : elles tournent et détendent la partie antérieure du corps, frappant le Chalcidien comme d'un coup de béliet. Atteint ou non, celui-ci bondit en arrière, s'immobilise un instant et recommence ses lentes manœuvres d'approche ; parfois la Piérïde le saisit avec ses mandibules et le secoue en le mordant aux ailes ou à l'abdomen ; d'autres fois, elle dégorge sur lui la nourriture qu'elle vient d'ingurgiter, et le *Tetrastichus*, ayant la tête ou les ailes engluées, doit procéder à une toilette complète.

Ce n'est donc qu'à force de temps et de précautions que le Chalcidien parvient à se jucher sur le dos de la chenille, généralement sur les derniers segments. Très doucement il abaisse sa tarière et va la faire pénétrer. Presque toujours la chenille se secoue alors avec force, l'arme est rengainée et tout est à recommencer. Quelquefois quand tout va bien, un mâle surgit qui compromet la réussite en sautant sur la femelle et l'importunant de ses caresses. On conçoit donc qu'il faut de la patience pour assister à l'enfoncement de la tarière. Le *Tetrastichus* y parvient par son obstination, mais au bout d'une heure ou davantage, et après avoir été battu, chassé, inondé de vomissement à plusieurs reprises.

Le parasite donne donc l'illusion de se conduire comme s'il savait à quelles difficultés il devra se heurter. Sa circonspec-

tion, ses gestes mesurés font l'impression d'une adaptation admirable à la chasse du vigoureux gibier que représente la petite chenille pour un être aussi frêle. Et cependant c'est en pure perte que joue le mécanisme de cette belle adaptation. La vive attraction produite par la proie, tous ces mouvements qui semblent si bien calculés, toute cette obstination n'aboutissent qu'à un simulacre vain, qu'à la piqure et à la mort des jeunes Piérides sans objet ni profit pour l'opérateur.

Dans certaines circonstances le *Tetrastichus* parvient à ses inutiles fins avec plus de facilité : lorsque les Piérides sont à l'approche de la première mue, leur immobilité relative ne leur permet que des réactions plus limitées, et la tarière peut être enfoncée sans que son possesseur soit aussi exposé aux outrages habituels. De même les grosses chenilles réagissent beaucoup moins que les petites, d'autant que leur taille, loin d'être une sauvegarde pour elles, ne leur permet plus d'atteindre aisément leur agresseur. Aussi sont-elles lardées de coups multipliés et peuvent-elles succomber comme les petites.

Un insecte du même genre, le *Tetrastichus xanthomelanæ*, pond, comme on sait, dans les œufs de la Galéruque de l'Orme. En observant cette espèce, j'ai vu que les femelles sont très exclusives et pourchassent sans merci les autres individus qui tentent de s'établir sur l'amas d'œufs qu'elles s'occupent à exploiter. Le *T. rapo* ne se comporte pas ainsi ; plusieurs femelles peuvent pondre en commun sur le même cocon d'*Apanteles* ou d'*Anilastus*, des quantités peuvent se jucher côte à côte sur le dos d'une grosse chenille, au point de le rendre tout bleu, et perforer son tégument de concert. Je n'ai jamais surpris entre elles la moindre marque d'hostilité.

Le *Tetrastichus rapo* mérite-t-il véritablement le nom de parasite ? Cela dépend du sens que l'on donne à ce mot. Si l'on admet avec CAULLERY ⁽¹⁾ que le parasitisme peut être défini la condition de vie normale et nécessaire d'un organisme qui se nourrit aux dépens d'un autre sans le détruire (du moins brutalement ou rapidement), et c'est je pense l'opinion la plus généralement adoptée, il est certain que le *Tetrastichus* n'est pas un parasite. Les seuls insectes étudiés dans ce mémoire

(1) CAULLERY (M.). Le parasitisme et la symbiose. Paris, Doin, 1921.

nous offrent des variétés fort marquées de parasitisme : L'*Apanteles* qui flotte dans la cavité générale de la Piéride et ne la fait périr qu'après sa sortie, la *Compsilura* qui vit confinée dans l'intestin de l'hôte et permet sa chrysalidation, le *Dibrachys* dont la larve suce de l'extérieur les humeurs de celle de l'*Apanteles* maintenue vivante et fraîche pendant quelque temps, sont trois types divers de parasites, mais dont l'existence est compatible en tout cas avec une certaine survie de l'hôte. Il n'en est pas de même du *Tetrastichus rapo* ; il se nourrit dès le début d'une substance organique morte et putréfiée, et c'est un nécrophage au même titre que les consommateurs de chairs corrompues tels que les larves de Nécrophores, de *Lucilia* et de *Calliphora*, que nul ne qualifie de parasites⁽¹⁾. Il y a cependant une différence, c'est que la mort de l'hôte est produite ici par l'exploiteur, et, comme, après tout, la survivance des Piérides n'est pas longue lorsqu'elles sont attaquées par le *Pteromalus puparum* ou par les *Pimpla*, il est bien difficile de dire où s'arrête le parasitisme et où commence la nécrophagie. J'ai fait remarquer ailleurs, et je ne suis pas le premier, qu'il n'y a vraiment pas de distinction essentielle entre la vie larvaire de certains Hyménoptères dits prédateurs, Sphégiens et autres, et celle des ectoparasites tels que les *Dibrachys*, les *Bracon* ou les *Polysphincta*. Les premiers transportent, il est vrai, leur proie après l'avoir paralysée, mais ce n'est pas le cas de certains Pompiles ni des Scolies, qui la laissent sur place, et, quant à la paralysie, elle est fréquente chez les térébrants.

Pour toutes ces raisons, il est préférable de continuer à laisser un certain vague à la notion de parasitisme, comme on le fait habituellement, car ses modalités sont si nombreuses et tellement reliées les unes aux autres par des intermédiaires, qu'il n'est guère possible de séparer des catégories bien tranchées.

Dibrachys boucheanus Ratzb.

Le *Dibrachys boucheanus* (= *cavus* Wlk.) est l'ennemi le plus important de l'*Apanteles glomeratus*. C'est peut-être le Chalcidien le plus polyphage que l'on puisse rencontrer et il a

(1) La larve de *Tetrastichus brevicornis*, parasite de *Perrisia œnophila*, est également nécrophage (MARCHAL, Ann. Soc. Entom., 1900).

été obtenu d'une foule d'hôtes appartenant aux Lépidoptères, Hyménoptères, Coléoptères, etc. Ses victimes les plus fréquentes sont des Microlépidoptères comme *Tinea granella*, *Sitotroga cerealella*, *Hyponomeuta malinella*, *Cydia pomonella*, *Argyresthia nitidella*, *Galleria* etc., des Diptères (*Tachina*), un Coléoptère, le Charançon du blé, et, parmi les Hyménoptères, des Lophyres (*Lophyrus pini* et *similis*), des Apiaires (*Megachile argentata*), divers *Apanteles* et *Microgaster* et l'*Hemiteles socialis*.

On remarque qu'il est tantôt parasite primaire, comme chez les Lépidoptères et chez les Lophyres, tantôt hyperparasite comme chez beaucoup de Braconides et d'Ichneumonides. STEARNS (1919) l'a obtenu aux Etats-Unis d'un *Macrocentrus* parasite lui-même de *Cydia molesta*, chenille vivant dans les Pêches. Il est probable qu'il peut attaquer aussi bien le *Cydia* lui-même que ses parasites, puisqu'on l'a vu pondre en France sur une chenille voisine, le *Cydia pomonella*.

Sa larve est toujours ectophage, de sorte que le *Dibrachys* ne dépose ses œufs que sur des victimes, larves ou nymphes, enfermées dans un cocon ou protégées par une enveloppe quelconque. Il ne pond dans l'*Apanteles* que lorsque celui-ci est sorti de la chenille et a filé sa coque. C'est évidemment à lui que fait allusion MARSHALL (1) en parlant d'un *Pteromalus* hyperparasite des *Apanteles*. Mais il s'est complètement mépris sur ses mœurs lorsqu'il écrit : « Ces derniers (les *Pteromalus*), en raison de leur petitesse, sont sociaux et vivent en « famille, au nombre de plusieurs individus dans la même « coque. Si incroyable que paraisse le fait, on ne peut douter « que ces petits Hyménoptères soient doués de la faculté de « choisir une chenille déjà piquée par un *Apanteles* et de diriger leur tarière à travers ses téguments de manière à « atteindre infailliblement le corps des parasites sous-jacents ».

Ils ne sont doués de rien de semblable, et pondent simplement dans les cocons de l'*Apanteles*, de la même façon que dans ceux d'une Tenthrède ou d'un Tinéide.

Lorsqu'une femelle de *Dibrachys boucheanus* rencontre un amas de cocons d'*Apanteles glomeratus*, elle y pénètre et s'enfouit au milieu d'eux. Elle y demeure ainsi fort longtemps.

(1) MARSHALL. Les Braconides, 1 vol, p. 403, in *Species des Hyménoptères* d'ANDRÉ, t. IV.

tantôt pendant, tantôt immobile sur le tas ou cachée dans l'enveloppe de soie.

Lors de la ponte, l'insecte se campe sur un cocon, place sa tarière perpendiculairement à l'abdomen, les deux valves restant horizontales. La tarière s'enfonce entièrement, puis l'abdomen subit des torsions à droite et à gauche pendant plusieurs minutes. Ensuite la femelle semble procéder à un tassage par de petits mouvements du gorgeret. Celui-ci peut de nouveau redescendre sans être retiré de l'orifice et on assiste à une nouvelle torsion de l'abdomen, après laquelle la tarière est remise en place. Ce processus correspond vraisemblablement au dépôt de deux œufs consécutifs.

L'œuf se trouve simplement posé à plat dans le cocon sur la peau d'une larve ou d'une nymphe bien vivante. On en observe souvent deux l'un près de l'autre, quelquefois davantage. La couleur de cet œuf est d'un blanc translucide, sa dimension d'un quart de millimètre environ, et sa forme très légèrement incurvée. Sa longueur est trois fois et demie supérieure à sa plus grande largeur, et il est deux fois plus large à un pôle qu'à l'autre.

On peut trouver, dans un cocon livré à une seule femelle, à la fois des œufs non éclos et des larves assez grosses ; la ponte est donc très espacée, car huit jours après son début, alors que certains cocons renferment des larves déjà bien développées, on rencontre encore des œufs, soit sur la même victime, soit sur une autre. On observe aussi parfois des larves très petites côte-à-côte avec une autre ayant toute sa taille. Les premières sont destinées à donner des adultes nains ou même à périr, si la plus âgée a épuisé trop vite la réserve alimentaire, ce qui arrive souvent.

La larve du *Dibrachys boucheanus* est blanche et rebondie quand elle a terminé son repas. Elle est ectoparasite pendant toute son existence et se nourrit en enfonçant sa tête sous la peau d'un Braconide par un trou produit à l'aide des mandibules. Elle ne tue pas sa proie qui se conserve fraîche pendant plusieurs jours. Elle se distingue en cela de celle du *Tetrastichus rapo*, vivant en endophage aux dépens d'une larve tuée et décomposée.

Les nymphes d'*Apanteles* reçoivent les pontes comme les

larves, et sont également dévorées et vidées entièrement. Que leur ennemi soit solitaire ou multiple, toute leur substance est utilisée, hormis la peau qui est refoulée à un bout du cocon, lors de la métamorphose du Chalcidien. Les nymphes sur le point de devenir adultes et dont les téguments sont déjà durcis ne peuvent convenir au développement du *Dibrachys*, mais celui-ci ne possède aucun discernement spécial lui permettant de distinguer à quel stade est sa proie. C'est ainsi qu'un *Dibrachys* pondit le 1^{er} juin sur un amas de cocons d'où sortirent les *Apanteles* adultes quatre jours après. Ce fait doit se produire très fréquemment, car l'état de larve dans le cocon et de nymphe immature ne dure pas longtemps chez l'*Apanteles glomeratus*, du moins en été.

Le *Dibrachys* adulte sort de la coque en la perçant d'un trou rond à l'emporte pièce, du calibre de son corps, et non en découpant une calotte terminale comme le légitime occupant.

MARTELLI n'a pas observé de parthénogénèse chez cette espèce. J'ai été plus heureux et obtenu la ponte de toutes les femelles vierges mises en expérience, avec production exclusive de mâles. Un ensemble de trois femelles non fécondées fournit un total de 122 mâles.

La fécondité est grande et paraît égaler celle de *Pteromalus puparum*. Une seule femelle fécondée produisit 124 individus des deux sexes, avec grande prédominance de femelles, ce qui est la règle générale. Le développement est rapide en été ; de l'œuf à l'adulte, le cycle évolutif exige de 18 à 21 jours en juin-juillet. La larve, comme c'est le cas fréquent chez les ectoparasites qui absorbent de la nourriture fraîche, accomplit sa croissance en très peu de jours. En juin, 7 jours après la ponte, j'observai des larves déjà assez grosses; ayant presque terminé leur repas ; 10 jours après le dépôt de l'œuf, je notai la première nymphose. On voit donc, puisqu'il faut soustraire le temps nécessaire à l'œuf pour éclore, que la période de nutrition de la larve est extrêmement courte.

L'adulte peut vivre plusieurs semaines, surtout s'il est alimenté d'eau sucrée, et il peut pondre pendant très longtemps. J'ai vu quelques femelles appliquant étroitement leur bouche à la surface d'un cocon, dans l'attitude d'un hyménoptère qui aspire un liquide. Trop occupé par d'autres observations, je n'ai pas

eu le loisir de suivre le fait de près. S'il était reconnu exact, il est probable qu'on s'apercevrait que le sang de l'*Apanteles* parvient à la surface par le moyen d'un tube sécrété autour de la tarière, comme LICHTENSTEIN l'a mis en lumière pour l'*Habrocytus cionicida* et TROUVELOT pour l'*Habrobracon Johansenni* ; mais ce n'est qu'une supposition qui demanderait confirmation.

Habrocytus Sp. ?

J'ai trouvé le 11 juin quelques individus d'un Chalcidien différent du *Dibrachys boucheanus* et pondant sur des amas de cocons d'*Apanteles*. Il ressemblait extérieurement beaucoup à un *Pteromalus*, et quoiqu'il paraisse rare, du moins à Montpellier, on peut se demander s'il ne serait pas responsable, tout aussi bien que le *Dibrachys*, de l'erreur qu'ont commis certains auteurs, en considérant le *Pteromalus puparum* comme hyperparasite de l'*Apanteles glomeratus*.

Ce Chalcidien, soumis au Dr MASI, de Gênes, fut rangé par lui, mais avec doute, dans le genre *Habrocytus*, groupement d'ailleurs un peu artificiel. Cet *Habrocytus* a des mœurs qui semblent très voisines de celles du *Dibrachys*. C'est un parasite externe qui pond dans les cocons d'*Apanteles* de la même manière que le précédent, et son développement dure une vingtaine de jours. Il néglige les chrysalides de *Pieris* qui lui sont fournies.

Eutelus mediterraneus Mayr.

Cette espèce fut trouvée en train de pondre sur un amas de cocons d'*Apanteles* fixé contre un mur, le 10 juin, et mise en élevage. Le 30 juin, j'obtins l'éclosion d'adultes, avec une proportion de deux femelles pour un mâle, comme c'est fréquemment le cas chez beaucoup de Chalcidiens.

Le parasitisme de cet insecte aux dépens de l'*Apanteles glomeratus* est fort inattendu : « cette espèce, m'écrivit M. MASI, a « été obtenue de galles. C'est un fait bien étrange qu'elle soit « issue des cocons d'*Apanteles*. S'agit-il d'une sous-espèce biologique ? »

Le temps m'a manqué pour vérifier cette hypothèse en offrant d'autres proies à mes individus. DE GAULLE, dans son catalogue, cite en effet cet *Eutelus* comme parasite de *Dryomyia Lichtensteini*, Diptère produisant des galles sur les feuilles du *Quercus ilex*, et très commun dans le midi. MASI lui-même le cite de *Cecidomyia mediterranea*, mais aussi de *Prays oleella* et d'*Hyponomeuta malinella*, c'est-à-dire de deux Tinéides nullement gallicoles. L'*Eutelus mediterraneus* n'est pas un insecte très répandu et par conséquent ses mœurs ne sont pas encore très connues. Il s'agit peut-être d'un polyphage très ubiquiste comme le *Dibrachys boucheanus*, quoique beaucoup moins commun.

L'*Habrocytus* et l'*Eutelus* n'avaient en tout cas qu'une part insignifiante dans la diminution du nombre des *Apanteles*, du moins dans la petite zone où j'ai fait mes observations.

Les Hemiteles.

Deux espèces d'*Hemiteles* se sont montrées abondantes dans les cocons d'*Apanteles* de la région que j'ai explorée. La plus importante de beaucoup est l'*Hemiteles fulvipes* Grav., espèce répandue partout, et signalée par tous les auteurs qui se sont occupés de ce sujet, en particulier par MARTELLI. C'est d'ailleurs une espèce polyphage, connue aussi pour parasiter d'autres *Apanteles* (notamment *A. spurius*) et divers *Microgaster*. Elle attaque aussi des Tenthredes, comme *Blennocampa pusilla*, et même, paraît-il, des œufs d'Araignées. Enfin, d'après BIGNELL, elle se développerait aussi aux dépens de *Pyrameis atalanta*, mais il faudrait savoir si ce n'est pas comme hyperparasite.

C'est en tout cas l'un des plus redoutables destructeurs d'*Apanteles glomeratus*. Il abonde partout où il y a des cocons entassés, les parcourt de la démarche preste si particulière aux *Hemiteles*, et y pond constamment. Il s'immobilise sur un cocon, le palpe avec ses antennes, courbe son abdomen et enfonce sa tarière un peu obliquement pendant plusieurs minutes. Ensuite, il s'envole, fait sa toilette, absorbe du sirop et revient à sa ponte, souvent après un intervalle de cinq minutes seulement. Un grand nombre d'œufs sont ainsi déposés dans la même journée.

C'est un parasite solitaire, et, d'après MARTELLI, la femelle qui ne dépose qu'un œuf dans chaque cocon, sait reconnaître ceux dans lesquels elle a déjà pondu. D'après ce que nous ont appris d'autres Hyménoptères, notamment les *Pimpla*, il n'y a pas lieu de s'arrêter à cette hypothèse; il est infiniment probable qu'une des larves détruit les autres, comme c'est le cas chez une foule de parasites.

La vie de l'adulte est très courte, du moins en captivité, même pour les individus bien approvisionnés d'eau sucrée; elle n'a guère dépassé une huitaine de jours dans mes élevages, mais les femelles pondent sans arrêt, jusqu'à la veille de leur mort, de sorte que leur fécondité est grande et qu'elles peuvent fournir jusqu'à 60 ou 70 descendants. MARTELLI donne, comme durée du développement en Italie, 30 jours en mars-avril, 23 jours en mai-juin. J'ai trouvé des chiffres sensiblement inférieurs à Montpellier : 16 jours et même 13 jours seulement en juin, à partir du début de la ponte.

Les femelles vierges de l'*Hemiteles fulvipes* donnent exclusivement des mâles et rentrent donc dans le cas le plus communément observé chez les Hyménoptères.

J'ai trouvé une seconde espèce d'*Hemiteles* pondant dans les cocons d'*Apanteles glomeratus*. Elle est beaucoup moins répandue que la précédente dont elle se distingue au premier coup d'œil par ses ailes tachetées de brun. Elle appartient au groupe de l'*H. areator* et se rapproche surtout beaucoup de l'*Hemiteles bicolorinus*, espèce polyphage et déjà signalée comme parasite de *Microgaster*. Mais elle m'a paru s'en écarter par le second segment de l'abdomen entièrement rouge et la longueur de sa tarière qui atteint celle de l'abdomen. Je crois donc devoir la rattacher à une espèce d'Angleterre et du nord de l'Europe, l'*Hemiteles longicauda* Thoms., qui n'était pas encore connue de France, et qu'on a vu éclore de coques d'*Apanteles* en Angleterre (1).

C'est vers les premiers jours de juin que j'ai commencé à

(1) Je me suis basé sur les descriptions données par MORLEY dans ses *British Ichneumons* (t. II) et n'ai pas vu l'*Hemiteles longicauda* en nature, cet insecte ne paraissant pas exister au Muséum ni dans les collections parisiennes que j'ai pu consulter. L'identification certaine de l'espèce n'est pas sans importance, à cause de sa thélétôquie, qui peut ne pas se retrouver chez les formes voisines constituant le groupe de l'*areator*.

observer l'*Hemiteles longicauda*. Plusieurs femelles transportées au laboratoire, et approvisionnées de cocons frais, pondirent très bien en captivité. L'insecte est encore plus agile que l'*Hemiteles fulvipes*; il court continuellement en agitant les antennes et parfois les ailes et passe sans cesse de l'eau sucrée, dont il est friand, à ses amas de cocons. Il enfonce sa tarière à peu près de la même façon que les *Pimpla*, et, pour tout le reste, se comporte comme le *fulvipes*.

Un fait domine la biologie de cet insecte, c'est qu'il est doué de thélytoquie. Les mâles doivent être très rares car je n'en ai pas obtenu en élevage et n'en ai pas rencontré dans la nature. Les individus que je récoltai au dehors ne produisirent que des femelles et j'ai tout lieu de croire qu'ils n'étaient pas fécondés. Leur progéniture, en effet, qui ne l'était certainement pas, ne pondit aussi que des œufs femelles. C'est ainsi qu'une femelle, mise à pondre le 4 juin, donna naissance à deux femelles adultes le 19 et à une troisième le 20 juin. Ces trois femelles mises en élevage dans le même récipient, et certainement vierges, pondirent à partir du 21 et les jours suivants. Leur descendance globale se composa de 12 femelles seulement, écloses du 5 au 9 juillet.

Cette parthénogénèse ne donnant que des femelles est très remarquable chez un Ichneumonide, surtout dans un genre où d'autres espèces sont arrhénotoques. On pourrait la rapprocher de la thélytoquie de certaines Tenthredines. Il y aurait sans doute tous les cas possibles chez les *Hemiteles*, car WHITING (1918) parle, sans en préciser l'espèce ni donner de références, d'*Hemiteles* qui produiraient parthénogénétiquement aussi bien des femelles que des mâles.

Comme on a pu le voir par l'exemple que j'ai cité, le développement de l'*Hemiteles longicauda* est aussi rapide que celui du *fulvipes*, et n'exige qu'une quinzaine de jours en juin et juillet. Par contre la fécondité est beaucoup moindre, puisque la première femelle, quoique munie d'un très grand nombre de cocons, ne laissa que trois descendants, et que ceux-ci ne produisirent en tout que douze femelles, soit une moyenne de quatre pour chacun. Quant à la vie de l'adulte, elle est particulièrement brève en captivité et varia de 3 à 7 jours dans mes éducations.

Enfin une troisième espèce d'*Hemiteles* à ailes non tachetées, à abdomen taché de brun et à allures vives, fut obtenue une seule fois des cocons d'*Apanteles*.

3. *Anilastus ebeninus* Grav.

L'*Anilastus ebeninus* Grav. est un Ichneumonide fort répandu; il attaque de jeunes chenilles de Lépidoptères variés, notamment celles de *Dasychira*, *Orgyia*, *Gonopteryx* et *Hypnomenota*, mais il se développe surtout très fréquemment aux dépens de *Pieris Brassicae*. Ce fut, à Montpellier en 1921, l'ennemi le plus effectif de la larve, après l'*Apanteles glomeratus*.

J'ai élevé une quantité considérable de chenilles parasitées, surtout à partir du milieu de mai, et obtenu beaucoup d'adultes. Par contre c'est le seul Hyménoptère que je n'aie pu parvenir à faire reproduire en captivité, tant à cause du manque de Piérides au stade convenable au moment voulu, que parce que les individus bien nourris à l'eau sucrée, et traités comme les *Apanteles* et les *Pimpla* parurent beaucoup plus fragiles et périrent au bout de peu de jours sans avoir pondu.

Cependant MARTELLI, qui l'a trouvé fort communément dans l'Italie du sud, dit avoir observé la ponte qui s'effectue sur des chenilles de 3 à 4 millimètres.

C'est après la troisième mue que la larve de Piéride parasitée cesse de s'alimenter et finit par se fixer sur la feuille ou sur un support du voisinage; puis elle se distend et meurt. A ce moment la larve solitaire d'*Anilastus* qu'elle renferme devient sarcophage et dévore tous les organes sauf les trachées et le tégument. La peau de la victime se rétracte et prend l'aspect de tonnelet si caractéristique des chenilles parasitées par les Campoplégines. L'*Anilastus* file alors un cocon à l'intérieur de cette dépouille.

SEURAT a étudié la larve de cette espèce. Elle possède à l'état jeune un long appendice caudal, et est formée de 14 segments y compris la tête.

La sortie du barillet s'effectue par un orifice antérieur, dorsal ou latéral. La durée du développement est de trois semaines en été, d'un mois au début du printemps, et l'hivernage a lieu dans le tonnelet sous forme de larve et de nymphe.

L'*Anilastus ebeninus* est la proie d'hyperparasites qui, pour la plupart, attaquent aussi l'*Apanteles glomeratus*. Tels sont le *Pezomachus instabilis* Först. et le *Tetrastichus rapo* Walk., cités par MARTELLI. Cet auteur a observé aussi le *Mesochorus semirufus* Holm.

Je n'ai retrouvé à Montpellier, parmi ces ennemis de l'*Anilastus*, que le *Tetrastichus rapo*, dont j'ai décrit longuement la biologie et que j'ai toujours vu pondre dans le cocon de l'Ichneumonide, à travers la peau desséchée de la larve, et toujours se développer aux dépens du cadavre. Je ne suis donc, comme je l'ai dit, pas d'accord sur ce point avec MARTELLI, qui admet que c'est à travers le corps de la chenille jeune que le *Tetrastichus* atteint l'*Anilastus* qui parviendrait cependant à filer son cocon.

En revanche j'ai observé un autre parasite de l'*Anilastus ebeninus*, le *Pimpla alternans* Grav. La chose peut surprendre car les *Pimpla* sont avant tout des parasites de chrysalides et c'est le cas de l'*alternans* que j'ai vu éclore bien souvent de chrysalides de *Conchylis ambiguella*. Mais on a déjà cité quelques faits d'hyperparasitisme concernant les *Pimpla*, même sur des espèces de leur propre genre. Le *P. alternans* pond très certainement dans le tonnelet contenant la nymphe de l'Ichneumonide, car ces insectes n'attaquent pas les chenilles vivantes. En tout cas c'est de ce tonnelet que j'ai vu sortir l'adulte.

L'*Anilastus* n'est pas le seul insecte sous l'action duquel les chenilles de Lépidoptères meurent en se renflant en barillet. Certaines Tachinaires produisent le même effet et aussi beaucoup d'Ichneumonides de la tribu des Campoplégines, tels que les *Limneria* et autres. J'ai d'ailleurs obtenu, à la fin de mai, l'éclosion, hors d'un tonnelet se distinguant en rien de ceux produits par l'*Anilastus*, d'un autre Ichneumonide du même groupe, appartenant au genre *Angitia* et qui me semble très voisin de l'*Angitia majalis* Grav. Cet *Angitia* ne joue d'ailleurs qu'un rôle négligeable dans la destruction de la Piéride, et son développement paraît calqué sur celui de l'*Anilastus*.

4. *Compsilura concinnata* Meig.

Les Tachinaires susceptibles de se développer aux dépens de *Pieris brassicae* sont assez nombreuses. On peut citer en particulier *Compsilura concinnata* Meig., *Masicera sylvatica* Fall., *Blepharidea vulgaris* Fall., *Tricholyga major* et *Parasetigena segregata*. La plupart de ces espèces ont été bien étudiées et l'on sait que chacune d'elles diffère des autres par un comportement qui lui est propre. C'est ainsi que *Masicera sylvatica* dépose ses œufs sur la feuille qui sert de nourriture à la chenille et que celle-ci s'infestera en les avalant; *Tricholyga major* accole sa ponte à l'extérieur des téguments de sa victime, tandis que *Blepharidea vulgaris* y dépose des larves ou des œufs prêts à éclore. Quant à *Compsilura concinnata*, seule espèce trouvée dans le groupement de parasites que j'ai étudié, elle introduit ses œufs ou ses larves dans l'intérieur du corps de l'hôte.

Je n'ai obtenu qu'un petit nombre d'exemplaires de cette Mouche⁽¹⁾. Son rôle dans le consortium exploitant la Piéride a donc été très limité, et comme, d'autre part, sa biologie est bien élucidée depuis les travaux de TOWNSEND et de PANTEL, je puis être bref sur son compte. On sait que la larve passe son existence dans l'intestin de la chenille, entre l'épithélium et la membrane péritrophique. Sa respiration est d'abord cutanée, mais, dans une seconde période de son existence, elle s'accôle à un stigmate de la Piéride, sans sortir de l'intestin, mais en repoussant la paroi très amincie de celui-ci. Enfin, avant de s'empurger, elle devient sarcophage et, après avoir dévoré tous les tissus de sa proie, elle en sort pour se nymphoser immédiatement.

Le plus souvent, c'est de la chrysalide, et non de la larve, que sort la Tachinaire. Mais la Mouche peut vivre dans des chenilles apantélisées et dans ce cas son développement se

(1) Du moins durant la belle saison, mais les chrysalides qui passent l'hiver se montrèrent parasitées dans une forte proportion. La *Compsilura*, Tachinaire des plus polyphages, répartit sa ponte en été sur toutes sortes de chenilles, mais à l'automne son choix est plus limité et elle se rabat plus exclusivement sur les Piérides. Dans ce cas, la sortie hors de la chrysalide est beaucoup plus tardive.

termine avant la chrysalidation. C'est ainsi que, le 30 mai, des larves d'*Apanteles* sortirent des flanes d'une Piéride ; celle-ci resta vivante, comme c'est la règle, près de l'amas de cocons, et, six jours après, le 6 juin, donna issue à une larve de *Compsilura* qui se transforma de suite.

Ce double parasitisme chez une même chenille est un fait curieux, et semble contredire d'autres observations d'après lesquelles deux espèces parasites ne pourraient cohabiter quand l'une d'elles est solitaire. Il faut d'abord remarquer que *Compsilura concinnata* n'est pas toujours un parasite solitaire, car on peut observer quelquefois deux ou trois larves chez le même hôte et que, surtout, il n'y a ni concurrence ni rencontre possible entre les Braconides plongés dans la cavité générale et le Diptère confiné dans l'intestin. Celui-ci ne devient sarcophage qu'à la fin de sa croissance, après que les *Apanteles* sont sortis. Toute chance de conflit est donc écartée.

PANTEL (1910) a fait une observation semblable à la mienne, à propos de laquelle il écrit : « S'il cohabite chez *Pieris* avec « des Microgastériens, il peut arriver que ces Hyménoptères « plus précoces abandonnent l'hôte encore vivant mais épuisé, « tandis que *Compsilura* est encore au stade I. Dans ce cas, « elle accélère sa double mue et accomplit sa sarcophagie sur « la chenille, au lieu d'attendre la chrysalidation, comme c'est « le cas normal chez cet hôte ». La manière de voir de PANTEL ne me paraît pas à l'abri de toute critique, car on ne conçoit pas clairement par quel mécanisme la sortie de l'*Apanteles* peut accélérer le développement de la Mouche. On accepterait à la rigueur, quoique difficilement, une influence des larves du Braconide tant qu'elles demeurent dans l'hôte, mais PANTEL fait remarquer au contraire que ce n'est qu'à partir de l'instant où elles abandonnent la chenille, que *Compsilura* évolue plus rapidement. Il me semble que le seul fait objectivement constaté, à savoir la sortie hors de la chenille, et non de la chrysalide, peut s'interpréter d'une manière très simple : Les *Apanteles* viennent à l'extérieur très peu avant la nymphose de leur victime ; celle-ci languit alors sans se transformer. La *Compsilura* est bien forcée de vivre dans cette chenille qui ne se métamorphose pas, et elle la quitte six jours après l'issue des *Apanteles*, dans mon observation, vraisemblablement à la

même époque où elle serait sortie de la Chrysalide, si son hôte avait été normal.

La façon de voir de PANTÉL ne me paraît pas soutenable non plus, lorsqu'il prétend que la durée du développement de *Compsilura concinnata* dépend de la nature de l'hôte, et que son évolution se modèle sur celle de la chenille qu'il héberge. Elle ne serait que de quelques semaines chez les *Acronycta* et les *Vanessa*, tandis qu'elle pourrait atteindre plusieurs mois chez les *Pieris*. Il dit, en effet, avoir observé en mars la sortie du Diptère, hors de chrysalides récoltées en novembre.

Cette manière d'expliquer les faits par une propriété remarquable que posséderait le parasite d'adapter son cycle à chacun de ses hôtes, repose sur une confusion regrettable. La larve de Tachinaire ne peut évoluer en plusieurs mois chez des chenilles de *Pieris* dont la croissance ne dure qu'un mois ; dans le cas cité, il s'agit de l'hibernation dans la chrysalide. La durée de l'évolution est la même, pour une saison donnée, dans une Vanesse ou dans une Piéride, mais il ne peut y avoir d'hibernation chez les Vanesses dont beaucoup passent l'hiver à l'état d'imagos. En réalité la longueur du cycle dépend de la température et non pas de l'hôte, et le froid ralentit ou arrête l'évolution, comme chez tous les parasites et même tous les insectes.

Dans mes élevages poursuivis au printemps et en été, le développement de la Tachinaire aux dépens des Piérides a toujours été rapide. La sortie hors de la chrysalide s'est effectuée le plus souvent le jour même de la nymphose, parfois le lendemain ou le surlendemain. Le long séjour dans la nymphe, signalé par PANTÉL, dépend donc bien de l'abaissement de la température. Le stade de pupes est court et ne dure que 9 jours au mois de juin.

On peut noter encore, à propos de cette espèce, que les femelles de *Pimpla instigator* pondent dans les chrysalides contenant une larve de *Compsilura*, comme dans celles qui sont remplies de *Pteromalus*. Dans le premier cas la chrysalide meurt, tous ses organes étant dévorés, après la sortie de la Tachinaire, et l'œuf de *Pimpla* ne peut se développer, s'il n'est lui-même mangé.

II — PARASITES DE LA CHRYSALIDE

1. *Pteromalus puparum* L.

Le *Pteromalus puparum* est le plus important des parasites de la chrysalide de *Pieris brassicæ* et son action destructrice ne le cède qu'à celle de l'*Apanteles glomeratus*. Le genre *Pteromalus* renferme un grand nombre d'espèces très voisines les unes des autres, aussi ont-elles été très fréquemment confondues. Ce fait explique que le *Pteromalus puparum* ait été cité comme parasite d'insectes très divers, alors qu'en réalité il semble bien n'attaquer que les nymphes de Rhopalocères et en particulier celles de Piérides, de Vanesses et de *Papilio*.

Je l'ai obtenu en très grande abondance de *Pieris brassicæ* récoltés au dehors, et je l'ai fait pondre au laboratoire dans des *Pieris napi* et des *Pyrameis cardui*. On lui connaît encore les hôtes suivants : *Pieris daphnidice* en Russie, *Polygonia C. album*, *Vanessa antiopa*, *Papilio machaon* (DE GAULLE) et *V. polychloros* (RATZBURG).

RONDANI le donne aussi comme parasite de *Saturnia pyri*, mais il l'a sans doute confondu avec *Pteromalus communis* ou quelque autre espèce. BRISCHKE l'indique comme hyperparasite d'*Apanteles glomeratus* et RATZBURG de *Microgaster crataegi*, qui est la même espèce, erreur reproduite par GAUTIER (1919). Il y a eu certainement confusion avec les Chalcidiens qui pondent dans les cocons d'*Apanteles*, soit le *Dibrachys boucheanus*, soit l'*Habrocytus* que j'ai observé dans les mêmes conditions, ce dernier surtout pouvant être très facilement confondu avec un *Pteromalus*. Quant au parasitisme du *Pteromalus puparum* aux dépens des *Rhodites rosa* et *eglanterie*, signalé par KIRCHNER, du *Lophyrus rufus*, d'après RATZBURG, d'*Asphondylia verbasci* et de *Cecidomyia sarothamni* d'après BRISCHKE, il apparaît comme peu probable, et, de toute façon, demanderait confirmation.

Mes expériences me permettent, en tout cas, d'éliminer l'*Apanteles glomeratus* de la liste de ses hôtes. De nombreux *Pteromalus puparum* furent mis, à maintes reprises, en présence de cocons d'*Apanteles*. Aucun d'eux ne fit jamais même

le simulacre d'y enfoncer sa tarière. D'ailleurs, alors que mes terrains de chasse me fournissaient en abondance des chrysalides de *Pieris* parasitées par ce *Pteromalus* aucun des cocons d'*Apanteles* récoltés dans les mêmes lieu ne m'en donna jamais un seul individu.

On sait, d'autre part, que beaucoup de Chalcidiens sont très peu spécialisés dans le choix de leurs victimes mais ce ne semble pas être le cas de cette espèce. Les nymphes d'Hétérocères ne paraissent même pas lui convenir. Des chrysalides de *Bombyx neustria* semblèrent cependant exercer une certaine attirance ; dans un très petit nombre de cas, en captivité, j'ai pu voir quelques femelles privées de toute autre proie essayant de les percer de leur tarière, ce qui provoquait de violentes secousses de la nymphe. Mais ces tentatives furent rares et ne donnèrent aucun résultat, soit à cause des secousses, soit à cause de l'épaisseur des téguments. Il en fut de même de *Diloba carylecephala*, dont la chrysalide réagit cependant beaucoup moins. Malgré une exposition très longue à de nombreux *Pteromalus*, toutes les chrysalides de *Bombyx* et de *Diloba* expérimentées donnèrent leurs papillons. Je doute donc beaucoup que le *Pteromalus puparum*, qui ne pond que dans les nymphes, puisse être, comme le prétend RONDAÏ, parasite de *Saturnia pyri* à téguments si épais et protégé par un cocon des plus durs.

Le *Pteromalus*, qui est un parasite grégaire, accomplit tout son développement dans l'intérieur de la chrysalide de *Pieris*. L'adulte vient au dehors en pratiquant avec ses mandibules une ouverture circulaire dans le tégument de la nymphe. Cet orifice, œuvre d'un seul individu, est utilisé le plus souvent par tous les occupants qui sortent les uns derrière les autres, tantôt sans interruption, tantôt avec des intervalles espacés de plusieurs heures ou même d'un jour ou deux. Quelquefois aussi, deux ou même trois orifices de sortie sont creusés indépendamment par autant d'adultes, mais l'ouverture unique est le cas le plus fréquent. Elle est placée d'ailleurs en un point quelconque de la chrysalide, peut être un peu plus souvent dans la région des ptérothèques.

L'accouplement se produit aussitôt après la sortie de la chrysalide. Il ne semble pas qu'il ait jamais lieu dans l'inté-

rieur de celle-ci, bien que les adultes puissent y séjourner un certain temps avant de venir à l'extérieur. La plupart des mâles restent groupés sur la dépouille nymphale autour de l'ouverture et se jettent sur les femelles à mesure de leur apparition, comme RABAUD l'a vu chez *Monodontomerus dentipes*, qui vit en parasite dans les cocons de *Zygæna occitanica*.

Les préliminaires de l'accouplement, différents de ceux de l'*Apanteles*, rappellent ceux d'un autre Braconide que j'ai observé, l'*Habrobracon Johansenni*, parasite de la Teigne des pommes de terre. Le mâle se campe sur le thorax de la femelle, étend ses ailes et les fait vibrer, caresse la tête et les antennes de sa compagne, et se glisse rapidement en arrière, cherchant à mettre l'extrémité de son abdomen en contact avec l'ouverture génitale de la femelle. Il recommence plusieurs fois ces manœuvres, jusqu'à ce qu'ait lieu l'accouplement qui ne dure que quelques secondes.

La femelle ne se laisse féconder qu'une seule fois. Elle supporte ensuite passivement les manœuvres préliminaires des mâles, mais sans accepter un nouveau rapprochement. Les femelles que l'on trouve au dehors se sont presque toujours accouplées. Les mâles, qui sont très ardents, sont susceptibles au contraire de féconder un grand nombre de femelles. Ils sont d'ailleurs incapables de distinguer les femelles vierges des autres et se précipitent sur toutes avec acharnement, quelquefois un grand nombre ensemble. Soixante mâles, mis en présence de quatre ou cinq femelles, se jetèrent sur elles, se grimpant mutuellement sur le dos, formant un groupe roulant à terre et ne laissant aucun repos aux femelles.

L'ardeur génésique des mâles est telle qu'une nichée d'entre eux, née d'une femelle vierge, s'acharna dès l'éclosion sur le cadavre de la mère, morte quinze jours auparavant; cette dépouille cependant ne les retint pas longtemps.

Les femelles restent indifférentes en présence des chenilles de *Pieris* tant au repos qu'en mouvement; elles ne sont attirées que par celles qui approchent de la nymphose. On sait qu'à ce moment la chenille tisse sous elle une sorte de petit tapis de soie très léger, sur lequel elle s'immobilise après s'être entourée d'une fine ceinture. Ce stade dure parfois jusqu'à 24 heures

avant la mue chrysalidaire ⁽¹⁾. Lorsqu'un *Pteromalus* rencontre une telle chenille dans ses allées et venues, il se passe un phénomène fort singulier qu'aucun auteur ne paraît avoir remarqué. Le Chalcidien s'arrête soudain vers la limite du tapis soyeux et il ne s'écarte plus de la Piéride. Tout se passe comme s'il guettait l'instant de la métamorphose pour se précipiter sur sa victime et la transpercer. Et, en effet, dès que la peau de la larve est déponillée et que la chrysalide en surgit, en proie encore aux derniers soubresauts, le *Pteromalus* s'élance, se campe sur la nymphe et se met à y enfoncer sa tarière.

Sur un mur où les *Pieris* se rendaient en foule et se chrysalidaient, les *Pteromalus* abondaient et passaient au milieu des chenilles sans se détourner de leur chemin. Mais dès que l'un d'eux rencontrait une larve fixée, il s'arrêtait et son guet commençait. Toutes les Piérides immobilisées étaient flanquées de un à cinq de ces factionnaires bougeant à peine et ne s'occupant pas les uns des autres. Il est difficile de les écarter de leur future victime : une feuille, portant une chenille prête à la nymphose et un *Pteromalus* montant la garde, fut cueillie sans précautions spéciales et transportée à la main dans mon laboratoire situé à plus d'un kilomètre, et mise en bocal sans que le Chalcidien ait tenté de s'enfuir, tandis que le même insecte ne fut pas resté cinq secondes sur une feuille sans *Pieris* dont on eut rompu le pétiole.

Ce comportement remarquable ne laisse pas d'impressionner les esprits les moins portés à faire la part de la finalité dans l'explication des actes des insectes : le *Pteromalus* néglige les chenilles ordinaires, il reconnaît celles qui vont se métamorphoser, les guette avec patience, pendant des heures, et s'élance pour pondre dès qu'apparaît la chrysalide. Il est bien difficile de ne pas être tenté de voir là un merveilleux instinct préétabli et de trouver une explication du fait en dehors de tout finalisme. Me basant sur la réussite de mes expériences sur les *Pimpla*, qui mettent indubitablement en lumière le rôle de l'odorat dans le mécanisme de la ponte chez cet Ichneumonide, je me suis demandé tout d'abord si la perception des odeurs n'interviendrait pas aussi dans cet instinct des *Ptero-*

(1) En été, aux approches des premiers froids, il peut durer plusieurs jours.

malus. Il se peut qu'une Piéride aux approches de la nymphose ne dégage pas les mêmes effluves qu'auparavant, et que la faction, puis la ruée subite sur la chrysalide, soient sous la dépendance de l'olfaction. J'ai donc badigeonné de sang de chrysalide fraîche des chenilles accompagnées de leurs factionnaires, mais sans succès. Ceux-ci continuèrent de monter la garde sans se porter sur la Piéride ainsi traitée.

Le mécanisme est donc d'un autre ordre et je ne prétends pas l'expliquer entièrement. Il ne s'agit cependant à coup sûr que d'une suite de réflexes déterminés par les circonstances extérieures. Le contact du tapis de soie rencontré sur sa route inhibe certainement le *Pteromalus* et l'arrête net. Il paraît guetter, mais ne guette rien : il est immobilisé par la présence de la soie. Cette influence n'est pas niable, car on la retrouve dans le comportement de *Dibrachys boucheanus*. Mis dans un flacon, cet insecte erre de côté et d'autre jusqu'à ce qu'il rencontre la couverture de soie qui enveloppe les amas de cocons de l'*Apanteles*. Il y pénètre et ne la franchit plus. Même en dehors des moments consacrés à la ponte, il demeure sur le tas de cocons ou sur le bord de la couche soyeuse qui les environne, immobile, sans jamais le dépasser.

RABAUD (1914) a constaté la même action inhibitrice de la soie sur la larve d'un Lépidoptère qui vit dans les chardons, le *Myelois cribrella* : « Là, dit-il, il file autour de lui une gaine « de forme et de dimensions variables. Il y demeure pres- « qu'immobile et y demeurerait indéfiniment si je n'interve- « nais en détruisant la gaine. Le contact de celle-ci provoque, « en effet, un arrêt des mouvements tel qu'une chenille restera « facilement immobile pendant des heures, enroulée autour « de fils de soie enchevêtrés entre ses pattes. L'inhibition se « produit *a fortiori* si la chenille est enfermée dans une toile, « même légère. La toile détruite, la chenille recouvre son « activité ».

Le phénomène est peut être susceptible de généralisation. On pourrait rechercher s'il n'intervient pas chez le *Monodontomerus areus* et les *Pteromalus* qui hivernent dans les bourses d'*Euproctis chrysorrhœa* et si, pour certains insectes qui ne se débattent pas dans les toiles d'Araignées, le contact de la soie ne serait pas inhibiteur.

La chrysalide de *Pieris* est utilisée par le *Pteromalus* adulte à la fois pour sa ponte et pour son alimentation. Après avoir enfoncé sa tarière en un point quelconque du tégument, le parasite recule et suce la goutte de sang qui s'écoule de la blessure.

La ponte qui s'opère de la même façon, c'est-à-dire en plaçant la tarière à angle droit avec le corps et en l'enfonçant progressivement jusqu'à la base, peut avoir lieu aussi bien dans des chrysalides du jour que dans celles qui sont près de donner l'imagó. Les secousses de sa victime sont insuffisantes pour lui faire lâcher prise.

En captivité, le *Pteromalus* quitte rarement sa chrysalide, même pendant les intervalles de repos entre lesquels il s'occupe alternativement à lécher le sang qu'il a fait sourdre et à déposer de nouveaux œufs.

D'après MARTELLI, les femelles seraient ennemies entre elles, et leur rivalité serait surtout marquée au moment de la ponte. C'est pure imagination : on rencontre très souvent plusieurs *Pteromalus* enfonçant à la fois leur tarière dans la même chrysalide et totalement indifférents les uns aux autres : j'ai toujours observé le même fait dans mes élevages. J'ai livré quelquefois une seule nymphe à une centaine de femelles. Elle était alors entièrement recouverte par les *Pteromalus* qui la lardaient de coups de tarière. Parfois certains d'entre eux étaient gênés par les déplacements des voisins, mais aucun ne manifestait la moindre hostilité. Il en est de même d'ailleurs des factionnaires multiples qui montent leur garde sans se pourchasser réciproquement.

Il est juste de dire que l'inimitié entre femelles peut se rencontrer chez d'autres Chalcidiens. Je l'ai observée chez le *Tetrastichus xanthomelanæ*. Une femelle grimpée sur une ponte de Galérucque n'en tolère pas l'exploitation par un autre de ses congénères ; elle le repousse à coup de tête et de mandibules, et l'établissement de ses œufs est continuellement troublé par ces combats. Mais rien de pareil n'existe dans le cas du *Pteromalus puparum*.

La fécondité de cet insecte est considérable, mais il est difficile de connaître exactement le nombre d'œufs pondus par chaque individu. Les chrysalides récoltées dans la nature ne don-

nent aucun renseignement, parce que plusieurs femelles pondent généralement dans la même chrysalide et que tout porte à croire que le même *Pteromalus* répartit le plus souvent ses œufs dans plusieurs victimes.

En captivité, au contraire, il est facile d'isoler les femelles dès leur éclosion, mais retrouver tous les œufs après la ponte, dans la chrysalide, est impraticable. Il faut donc se baser sur le nombre d'adultes issus d'une seule femelle. On s'aperçoit alors que ce nombre est indépendant de celui des œufs pondus, jusqu'à un certain point, et que deux femelles pondant dans une même chrysalide donnent moins d'individus qu'une seule ayant plusieurs nymphes à sa disposition. En réalité toutes les larves ne viennent pas à bien quand elles sont en surnombre, soit qu'elles manquent de nourriture, soit qu'elles soient tuées par leurs compagnes. Une chrysalide ne peut guère nourrir beaucoup plus d'une centaine de larves, et le maximum observé fut 122. Mais les possibilités de ponte sont au moins doubles, et j'ai obtenu d'une seule pondeuse 212 individus éclos de deux chrysalides. Il m'a semblé que les femelles auxquelles on offrait des proies multiples s'occupaient exclusivement à peupler l'une d'entre elles, pour ne se porter qu'ensuite sur la seconde, sans revenir à la première. Dans mes élevages, il n'y eut jamais plus de deux chrysalides exploitées, mais il est probable qu'il n'en est pas de même dans la nature où les femelles ont beaucoup plus de chances d'être dérangées.

En élevage les femelles fécondées donnent toujours un nombre important de descendants, de 60 à 100 environ, même lorsqu'elles n'ont qu'une nymphe à leur disposition. Les chrysalides récoltées au dehors donnent au contraire une quantité bien plus variable d'adultes, de 4 à 122, sur 26 observations, avec une moyenne de 36 seulement. Une chrysalide est donc rarement exploitée à fond, comme en captivité, ce qui ne doit pas surprendre, puisque le Chalcidien est soumis à bien plus d'aléas et peut être détruit ou forcé de se déplacer avant d'avoir vidé ses ovaires.

Les mâles sont moins abondants que les femelles. Dans une statistique portant sur 927 individus, j'ai obtenu 576 femelles et 351 mâles, soit un peu plus d'un tiers de mâles. Cette proportion plus grande de femelles se retrouve presque constam-

ment dans chaque chrysalide prise en particulier. 26 nymphes capturées au dehors donnèrent dans 22 cas plus de femelles que de mâles (dont 4 fois des femelles seules), et dans quatre cas seulement plus de mâles que de femelles (dont une fois 64 mâles sans une femelle).

Les élevages en laboratoire en partant de femelles fécondées donnèrent des résultats analogues. Dans un cas, cependant, la descendance d'un *Pteromalus* fut de 38 mâles pour 3 femelles seulement.

L'échelonnement des éclosions est plus grand au dehors que dans les éducations d'individus séparés, ce qui tend encore à prouver que plusieurs *Pteromalus* exploitent normalement la même chrysalide, fait que l'observation directe des pondeuses m'a d'ailleurs démontré.

Les femelles non fécondées sont susceptibles de se reproduire. On sait que chez beaucoup d'insectes, l'accouplement déclenche la ponte qui la suit presque immédiatement. Tel est le cas des Drosophiles, d'après GUYÉNOT, de *Phthorimæa operculella* et d'*Hesperophanes griseus* d'après mes observations. Les femelles restées vierges conservent alors fort longtemps leurs œufs dans leurs ovaires et finissent par les évacuer vers le terme de leur existence. Il n'en est pas ainsi chez *Pteromalus puparum*; les femelles vierges commencent à pondre le jour même ou tout au plus le lendemain de leur éclosion, tout comme celles qui se sont accouplées.

Les œufs de ces femelles parthénogénétiques donnent exclusivement des mâles. D'autres auteurs, notamment MARTELLI, l'ont déjà observé. Seul ADLER prétend avoir obtenu, dans quelques cas, un petit nombre de femelles issues d'œufs non fécondés. Ce fait serait extrêmement intéressant, surtout si on le considère du point de vue des idées les plus généralement admises sur le déterminisme du sexe. Il n'aurait d'ailleurs rien d'in vraisemblable, car la chose a été établie sans conteste pour un Braconide, le *Lysiphlebus tritici*, et c'est en partie dans le but de le vérifier que j'avais tout d'abord entrepris l'étude du *Pteromalus puparum*. Mais dans aucune de mes éducations il n'est apparu une seule femelle provenant d'un œuf vierge. Force m'est donc bien d'admettre que le *Pteromalus puparum* rentre dans le cas le plus fréquemment constaté chez les Hymé-

noptères et qu'il est constamment doué de parthénogénèse arrhénotoque. Ou s'il y a des exceptions, elles doivent être extrêmement rares.

Cette arrhénotoquie peut ne pas sembler en rapport avec la proportion des sexes : puisqu'on constate, dans les éclosions, environ un mâle pour deux femelles, beaucoup de celles-ci devraient échapper à la fécondation et produire des mâles par parthénogénèse. D'où abondance plus grande de mâles, ce qui est inconciliable avec nos prémisses. En réalité la grande majorité des femelles s'accouple, car un mâle suffit pour plusieurs d'entre elles, et toutes celles qui sont récoltées au dehors ne sont certainement plus vierges et produisent en captivité des individus des deux sexes..

Il est certain que les femelles échappant au mâle sont rares dans la nature, et une seule fois j'ai obtenu 64 mâles d'une chrysalide, ce qui ne peut guère s'expliquer que par la parthénogénèse, mais d'autres auteurs ont constaté le même cas, notamment MAURICE GIRARD ⁽¹⁾ : « Les nichées d'adultes ainsi « éclos, dit-il, offrent parfois les deux sexes mélangés, parfois « un seul, mâle ou femelle, fait que nous retrouvons pour « beaucoup de Psychides, et qui est peut-être un moyen natu- « rel d'éviter les unions consanguines ». Il est inutile d'insister sur tout ce que cette hypothèse présente d'ingénieux.

La fécondité des vierges est aussi grande que celle des femelles fécondées ; elle paraît même parfois plus considérable. Là encore le nombre d'individus se développant dans une chrysalide ne dépend pas seulement du nombre d'œufs pondus, mais du volume de cette chrysalide. Une nymphe de *Pieris napi* fournit 77 mâles, tandis qu'avec celles plus grande de *Pieris brassicæ* j'ai pu obtenir jusqu'à 212 ♂ parthénogénétiques tous fils de la même mère. Ce chiffre est supérieur à tous ceux qui furent constatés dans la descendance des femelles accouplées. Il ne faut pas en conclure à une plus grande fertilité des vierges, mais, la taille des mâles étant plus petite, une chrysalide

(1) MAURICE GIRARD. *Traité d'Entomologie*, t. III, 1885, p. 34. — M. GIRARD dit que le *Pteromalus puparum* se développe dans la chenille de la Piéride du chou et qu'il en peut sortir plus de mille individus du corps d'une grosse chenille. Il est vrai que, page 39, il fait éclore le même insecte des chrysalides de *Pieris brassicæ* et *rapæ* et de nos Vanesses indigènes.

de taille donnée peut nourrir un nombre plus grand de larves mâles que de larves des deux sexes en majorité femelles.

La durée du cycle évolutif est variable suivant la saison ; en juin elle est de 17 jours, dont trois pour le développement de l'œuf. Au printemps (avril-mai) et à l'automne, la rapidité est moindre et varie, suivant l'époque, de 25 à 30 jours ⁽¹⁾. Pendant la belle saison, la larve se métamorphose dès qu'elle a atteint toute sa taille, mais à l'approche des froids, les larves qui ont terminé leur croissance passent l'hiver immobiles sous le tégument de la chrysalide et ne se transforment en nymphes qu'à la fin de mars. Les premières éclosions d'adultes peuvent avoir lieu dans les derniers jours du même mois ou au début d'avril.

2. *Dibrachys* sp. ?

Une chrysalide de *Pieris* récoltée sur un mur bordant un champ de choux, donna issue à un très grand nombre d'individus d'un Chalcidien différent du *Pteromalus puparum*, et appartenant incontestablement au genre *Dibrachys*. Mais tous ces adultes étaient des mâles, ce qui en rendait la détermination spécifique très épineuse. D'après M. Masi, il s'agirait peut-être de *Dibrachys elisiocampæ* Fitch.

Le *Dibrachys* parasite de *Pieris* est certainement très voisin du *Dibrachys boucheanus* des *Apanteles*. Mais le mâle diffère à première vue par ses antennes testacées à articles marginés de noir. Il ne peut être question d'une variété de la même espèce, car sa biologie est radicalement différente. J'ai déjà dit que le *D. boucheanus* ne pond jamais dans des chrysalides de *Pieris*, ce qui se conçoit puisque sa larve est ectoparasite, et que malgré sa grande polyphagie, il est limité, pour le choix de ses hôtes, à ceux qui sont inclus dans un cocon ou abrités d'une façon quelconque. Il n'en est pas de même de l'espèce de la Piéride ; elle est endophage et sa larve est plongée dans les tissus de sa victime, tout comme celle du *Pteromalus*.

Il est extrêmement suggestif de rencontrer deux modes de vie aussi opposés dans deux espèces du même genre ne se dis-

(1) Des élevages faits à l'étuve, pendant l'hiver, m'ont démontré que le cycle est très régulièrement de 25 jours à une température constante de 22°.

linguant guère que par une légère différence de coloration des antennes, et si voisines morphologiquement que M. MASI se demandait en m'écrivant, s'il ne s'agirait pas simplement de deux variétés. L'endophagie ne peut s'établir sans s'accompagner de modifications diverses, en particulier dans l'appareil respiratoire.

On connaît un autre exemple analogue, c'est celui du *Dendrosoter protuberans* Nees, endoparasite de *Scolytus intricatus* d'après SEURAT, alors que toutes les autres espèces de *Dendrosoter* dont les mœurs sont connues ont des larves ectophages. Le fait est d'autant plus surprenant que l'ectoparasitisme est constant chez tous les Braconides cyclostomes (*Bracon*, *Habrobracon*, *Cæloides*, *Spathius*, *Sycosoter*, *Hecabolus*, *Doryctes*, etc.) à l'exception de la tribu des Rhogadidés. Il demanderait à être confirmé, mais le cas des deux *Dibrachys* nous prouve qu'il n'a rien d'invraisemblable.

La nichée n'étant composée que de mâles, il y a tout lieu de penser qu'il s'agissait d'une ponte parthénogénétique. Malgré toutes mes recherches, je n'ai pu trouver aucun autre chrysalide attaquée par la même espèce, de sorte que la femelle m'est inconnue et que je n'ai pu faire aucun élevage. Cet exemple montre combien on doit être prudent dans la détermination des Chalcidiens et à quel point des formes qui paraissent à peine distinctes morphologiquement peuvent différer par leur biologie. Il montre aussi que l'ectophagie et l'endophagie, si éloignées qu'elles nous paraissent, peuvent s'observer l'une près de l'autre chez des espèces très affines, et se sont établies indépendamment dans des groupes de parasites de toute sorte, sans aucun rapport de parenté.

CAULLERY (1921) a fait remarquer combien, chez les insectes, la vie parasitaire retentit peu sur l'organisation de l'adulte. Le cas présent en est un frappant exemple : deux larves dont l'une, extérieure à l'hôte, respire par des stigmates et aspire les humeurs de sa victime par une blessure faite au tégument, tandis que l'autre, plongée dans la cavité générale, est douée d'une respiration purement cutanée, donneront cependant des imagos presque identiques.

3. *Pimpla instigator*. F.

Plusieurs espèces de *Pimpla* ont été signalées comme se développant dans la chrysalide de *Pieris brassicae*, notamment *Pimpla examinitor* F. par RONDANI, *Pimpla brassicae* Poda (= *varicornis* F.) par SCHMIDKNETCH et *P. instigator* par divers auteurs. Je n'ai trouvé que cette dernière espèce à Montpellier; MARTELLI n'en a observé aucune dans l'Italie du sud.

Pimpla instigator passe pour très polyphage. On l'a citée comme parasite des nymphes d'une foule de Lépidoptères, mais aussi de quelques Coléoptères et Tenthrèdes. MARTELLI, MORLEY (1918) et quelques autres auteurs citent parmi ses victimes : les Lépidoptères *Aporia*, *Spilosoma*, *Dasychira*, *Orygia*, *Dendrolimus*, *Lymantria*, *Euproctis*, *Dicranura*, *Phalera*, *Diloba*, *Panolis*, *Polia*, *Cosmia*, *Selenia*, *Oenophtira*, *Glysia*; les Coléoptères *Pissodes* et *Oryctes*, et parmi les Hyménoptères, *Trichiosoma*, *Pteronus salicis*, *perspicillaris* et *dimidiatus*.

Cependant j'ai pu constater que toutes les chrysalides ne conviennent pas aussi bien à la ponte que celle des Piérides. Des nymphes de *Bombyx neustria* livrées à mes femelles de *Pimpla instigator* n'ont jamais reçu d'œufs. Parfois un *Pimpla* essayait de les transpercer de sa tarière, mais celle-ci glissait sans pénétrer, et malgré un long séjour dans les bocaux d'élevage, aucun *Bombyx* ne fut parasité. Il peut en être autrement dans les conditions naturelles où les *Pimpla*, agrippées au cocon trouvent peut-être un meilleur point d'appui que dans mes récipients. J'ai noté aussi, dans une note préliminaire, mes insuccès avec *Pyrameis cardui*, à cause des vibrations très rapides de l'abdomen qui se produisent chez cette chrysalide au moindre frôlement. Le *Pimpla* est tellement secoué et roulé de tout côté, qu'il ne peut arriver à faire pénétrer sa tarière, et cela, non seulement lorsque la nymphe de Vanesse est déposée horizontalement, mais surtout quand elle est suspendue dans sa position normale. Je concluais que, dans la nature, le *Pimpla instigator* devait bien rarement parvenir à pondre dans une Vanesse du Chardon. A vrai dire, j'ai obtenu depuis quelques résultats positifs. Des *Pimpla*, se cramponnant à des chrysalides de *Pyrameis* suspendues par la

queue, parvinrent à se maintenir sans lâcher prise malgré les soubresauts qui les ballotaient en tout sens, et à faire pénétrer leur oviscapte. Mais ce ne fut pas sans de grandes difficultés, et le *Pimpla instigator* est mal adapté à pondre dans certaines chrysalides.

Par contre les nymphes de *Pieris*, à téguments peu épais et fixées solidement à des surfaces planes par la pointe de l'abdomen et leur ceinture médiane, sont d'une exploitation commode, malgré les mouvements qu'elles effectuent pendant la piqure. Aussi sont-elles très parasitées par le *Pimpla instigator*, à Montpellier du moins.

L'élevage de *Pimpla instigator* ne présente aucune difficulté, je l'ai réussi simplement en plaçant des adultes, parfois en grand nombre, dans des flacons de 3 à 400 grammes, bouchés par un tampon d'ouate. La seule précaution à prendre est de leur assurer une nourriture abondante en eau sucrée, dont ils sont fort friands. L'absorption du sang des chrysalides ne les empêche pas de lécher le sirop de sucre, et ils y sont occupés à peu près constamment dans l'intervalle des actes reproducteurs. Ils deviennent très peu farouches au bout de quelques jours et viennent boire les liquides sucrés ou piquer leur proie jusqu'entre les doigts de l'observateur.

Dans ces conditions, ces insectes se maintiennent longtemps en vie, même dans un étroit espace, de 18 à 25 jours en mai-juin, durée qui n'est probablement pas dépassée en liberté. Il est facile d'obtenir des pontes en fournissant chaque jour les chrysalides nécessaires.

D'après BERTHOUMIEU, l'accouplement des Ichneumonides serait très mystérieux et presque impossible à observer : « GRA-
« VENHORST, dit-il, qui, pendant 30 ans, a capturé près de cent
« mille Ichneumonides, affirme n'avoir jamais rencontré un cas
« d'accouplement ». Le fait n'est pas surprenant, car les femelles de ces insectes ne sont fécondées qu'une fois, et généralement aussitôt après l'éclosion ; l'observation dans la nature ne peut donc fournir aucune indication à ce sujet.

Mais en captivité, du moins pour les *Pimpla*, rien n'est plus aisé que d'assister au rapprochement des sexes. Le mâle fond immédiatement sur toute femelle vierge introduite dans le récipient où il se trouve, la maintient des pattes antérieures et

s'accouple sans aucune manœuvre préliminaire. L'immobilité des deux conjoints est complète sauf dans les deux dernières secondes où l'abdomen du mâle est agité de petites secousses. La séparation a lieu au bout de 20 secondes lorsqu'il s'agit d'un mâle reposé, de 30 à 50 secondes lorsque le même individu a possédé plusieurs femelles à peu d'intervalles.

Un même mâle, en effet, est susceptible de recommencer l'acte sexuel plusieurs fois par jour et même à une demi-heure de distance. Les femelles, au contraire, ne s'accouplent qu'une fois ; c'est un cas très fréquent chez les Hyménoptères, et nous l'avons déjà observé chez le *Pteromalus puparum*. Mais chez le *Pimpla instigator*, la particularité consiste en ce fait que dès qu'une femelle est fécondée, elle n'exerce plus aucune attirance vis-à-vis des mâles. Autant ceux-ci bondissent sur la femelle vierge qui leur est livrée, autant ils restent indifférents vis-à-vis de celle qui s'est accouplée.

L'ardeur génitale des mâles et l'absence totale de propriétés attractives des femelles fécondées sont illustrées par l'observation suivante : Deux mâles furent placés ensemble dans un bocal d'élevage dont aucune femelle n'était vierge. Ils se précipitèrent l'un sur l'autre et tentèrent ensemble avec insistance un vain accouplement. Chacun d'eux exerçait donc sur son compagnon une attraction plus forte que les femelles, dont ils ne s'occupèrent nullement.

J'ai dit que les *Pimpla* récoltées en plein air étaient toujours fécondées, car l'acte sexuel s'accomplit peu après leur éclosion. J'ai cependant noté l'exception d'une femelle vierge prise au vol dans un endroit où les mâles abondaient et qui s'accoupla au laboratoire. Il est probable qu'elle n'était éclosée que depuis peu d'instants.

SCHÉVIREW avait déjà remarqué que les femelles de *Pimpla* ne s'accouplent jamais plusieurs fois et il les appelle *uninuptæ*, par opposition aux Hyménoptères *multinuptæ* qui subissent plusieurs fois les approches du mâle. Le genre *Theronia* (par exemple *T. atalantæ* Podar), très voisin du genre *Pimpla*, appartient à cette seconde catégorie, qui est peu nombreuse.

La ponte a lieu exclusivement dans les chrysalides. On peut se demander à quelles hallucinations JEGEX (1918) a été en proie, lorsqu'il dit que les œufs de *Pimpla instigator* sont dépo-

sés dans le corps de la larve et que l'oviposition n'est pas bornée aux jeunes individus, la ponte se poursuivant pendant une quinzaine. D'après cet auteur facétieux, de 14 à 100 œufs sont déposés dans le corps d'un seul hôte. Il serait inutile et cruel d'insister.

Le *Pimpla instigator* manifeste la plus grande indifférence vis-à-vis des chenilles de *Pieris* de toute taille, même, contrairement au *Pteromalus puparum*, vis-à-vis de celles que l'imminence de la métamorphose a immobilisées. Au contraire, mis en présence d'une nymphe, il s'y campe aussitôt, l'embrassant de ses pattes, ramène fortement son abdomen en avant et enfonce le gorgeret de sa tarière perpendiculairement au tégument de la victime, en le guidant avec les deux valves. L'oviscapte ne pénètre le plus souvent qu'à moitié et la ponte a lieu en peu d'instants. Pendant cette opération, la chrysalide se débat assez violemment et, lorsqu'elle est déposée après avoir été détachée de son support, ses secousses peuvent la faire glisser et gêner l'Ichneumonide. Celui-ci ne lâche pas prise et, tout secoué qu'il est, finit par déposer son œuf. Dans les conditions naturelles la ponte est beaucoup plus facile puisque la chrysalide est fixée par sa ceinture et sa pointe postérieure et que ses déplacements sont des plus limités.

Pas plus que chez les *Pteromalus*, on n'observe chez les *Pimpla* la moindre hostilité entre les femelles concurrentes pendant la ponte. Souvent deux ou même trois femelles se fixent sur la même chrysalide et dégainent leur tarière. Chacune opère comme un somnambule qui n'aurait pas conscience de son entourage; deux individus pressés l'un contre l'autre, dans une position inconmode, leurs pattes s'enchevêtrant, s'en tirent du mieux qu'ils peuvent, mais sans chercher à se chasser mutuellement.

Il faut savoir que la larve de *Pimpla* est strictement solitaire et que quelque soit le nombre d'œufs pondus dans une chrysalide, une seule larve s'y développera. J'ai observé jusqu'à 7 pontes, provenant d'une ou de plusieurs femelles, dans une même nymphe dont il ne sortit qu'un adulte. Ce fait, reposant sur de très nombreuses expériences, est sans exception, et l'on voit combien cette aménité des *Pimpla* entre elles est préjudiciable à l'espèce. Il est inutile de dire que la femelle ne distingue

en aucune sorte une chrysalide ayant déjà reçu une ponte, même la sienne propre, d'un exemplaire indemne. On pourra voir le même individu pondre deux fois dans la même nymphe à quelques minutes d'intervalle.

Cette absence d'inimitié pendant la ponte est d'autant plus remarquable que l'*Ichneumonide* se conduit tout autrement lorsqu'il se nourrit. Lors de l'absorption du sirop, chaque individu chasse ses congénères qui s'approchent de sa gouttelette, soit en les repoussant à coup de tête, soit en les écartant brutalement par un mouvement latéral de ses pattes postérieures. Cette combativité pendant le repas contraste d'une façon frappante avec la mansuétude au moment de l'oviposition, acte autrement important pour les destinées de la race.

J'ai pu mettre en lumière par quelques expériences très faciles à réaliser, le fait que l'acte de la ponte, chez *Pimpla*, qui semble si complexe de prime abord, consiste en une suite de réflexes qu'il est facile de déclancher.

Si l'on offre aux femelles, au lieu d'une nymphe vivante, la dépouille dont le papillon s'est libéré, celle-ci ne les attire aucunement. Mais la même dépouille enduite légèrement de sang frais de chrysalide, les excite autant que leur proie habituelle. Toutes les femelles de l'élevage s'y jettent à la fois, se bousculent pour y trouver place et y plongent leur tarière. Quelques instants après, le sang sèche et la vieille défroque est laissée de côté.

Mais on peut faire mieux; en recommençant l'expérience avec un cylindre ou une papillotte de papier n'ayant ni la couleur, ni la forme, et seulement très approximativement la taille d'une chrysalide de *Pieris*, aucune attirance n'est constatée. Par contre, le même objet à la surface duquel on étale une goutte de sang de nymphe déclanche aussitôt le réflexe. Les *Pimpla* s'y campent sur toutes les faces disponibles, en aussi grand nombre que possible, y prennent la position de ponte et le lardent de coups de tarière. En peu de temps le papier est criblé de trous, mais, là encore, l'attraction cesse dès que les effluves excitantes s'évanouissent par suite du dessèchement de l'enduit sanguin.

Ces expériences furent répétées un grand nombre de fois devant diverses personnes, et toujours couronnées d'un succès

immédiat : le jeu de la tarière est un simple réflexe déterminé par une violente sensation olfactive.

La vue ne prend aucune part à l'acte de ponte : une feuille sur laquelle est collée une chrysalide est présentée à une *Pimpla* par la face opposée ; aussitôt celle-ci transperce la chrysalide, invisible pour elle, à travers la feuille. Mais en réalité, la percée de la victime, qui sera suivie, tantôt du dépôt de l'œuf, tantôt de l'absorption du sang, n'est que le premier temps du phénomène. Il y a un second temps qui est l'émission de l'œuf elle-même et qui paraît dépendre d'une sensation tactile, celle de vide et de plein. En effet, pas plus les chrysalides vides que les papillottes de papier ne reçoivent jamais un seul œuf après avoir été transpercées.

Le *Pimpla instigator* utilise aussi ses victimes pour sa propre nourriture, comme beaucoup d'autres Hyménoptères parasites. Mais le jeu de la tarière, dans le cas de succion de sang, est très différent de ce qu'il est dans la ponte. Avant de se nourrir, la femelle enfonce le gorgeret jusqu'à la base et laboure l'intérieur de la chrysalide à plusieurs reprises, par des mouvements d'avant en arrière de l'abdomen, en se relevant sur ses pattes et s'aplatissant sur le ventre alternativement. Il est donc très facile, en voyant un *Pimpla* piquer, de savoir s'il va sucer ou pondre un œuf, car nous avons vu que dans ce dernier cas, la tarière n'est souvent plongée qu'à demi et toujours maintenue verticale.

La blessure est souvent agrandie avec les mandibules et le sang qui s'en échappe est lapé jusqu'à ce que la nymphe soit aplatie et vidée. Une femelle peut fort bien sucer ainsi et tuer une chrysalide dans laquelle elle vient de pondre quelques instants auparavant, fait sans doute embarrassant pour les partisans de l'instinct parfaitement adapté. Dans mon élevage de *Pimpla*, il était nécessaire de retirer immédiatement les chrysalides qui venaient de recevoir des pontes afin de les soustraire à la voracité des adultes.

Un fait assez particulier, et que je ne crois pas avoir encore été signalé, c'est la part que prennent les mâles à ces festins. Ils ne peuvent eux-mêmes perforer les nymphes, mais profitent des plaies faites par les femelles et se montrent aussi friands de sang que celles-ci. L'abondance des sucs d'origine animale

n'empêche d'ailleurs pas les deux sexes de se gorger de liquides sucrés chaque fois qu'on en met à leur disposition.

La parthénogénèse est possible chez *Pimpla instigator*, et ce mode de reproduction m'a toujours donné des mâles ; c'est donc le cas ordinaire des Hyménoptères. Cependant tout ne se passe pas comme pour le *Pteromalus puparum*. Chez ce Chalcidien les femelles non fécondées ne se distinguent en rien par leur comportement de celles qui se sont accouplées. Chez *Pimpla*, au contraire, les femelles vierges paraissent beaucoup moins attirées que les autres par les chrysalides et elles peuvent souvent rester plusieurs jours sans pondre, dédaignant les proies offertes, ou ne s'en servant que pour leur nourriture. Cependant j'ai obtenu de nombreuses pontes, qui toutes fournirent des mâles.

Comme le développement des mâles est fort rapide, et s'effectue quelquefois en 16 jours seulement (juin-juillet), de l'œuf à l'adulte, leurs mères vivaient encore au moment de leur éclosion et j'ai pu accoupler l'une d'elles avec son fils. Cette vierge déflorée par son propre fils produisit alors de nouveaux descendants des deux sexes, dont elle était à la fois la mère et la grand-mère. De semblables expériences furent tentées avec succès en Amérique par SMITH sur *Melittobia acasta* Walk. et sur *Schedius kuwanae* Howard. Mais, dans ce dernier cas, il fallut conserver la femelle au froid aussitôt après la ponte de ses premiers œufs, pour obtenir la survie nécessaire ; c'est tout à fait inutile dans le cas de *Pimpla instigator*. De tels essais peuvent avoir un intérêt pratique ; ils permettront, par exemple, de tenter l'élevage d'un Hyménoptère parasite dont on n'aurait obtenu qu'une seule femelle. On la ferait pondre tout d'abord, puis féconder par le premier fils éclos.

SCHÉVIREW, qui a expérimenté sur plusieurs espèces de *Pimpla*, dont l'*instigator*, admet aussi que les mâles proviennent d'œufs non fécondés. Il applique à ces insectes la théorie de DZIERZON et prétend que la femelle peut pondre des œufs de l'un ou l'autre sexe à volonté, comme FABRE l'avait décrit pour les Osmies. Il constata qu'en fournissant à des *Pimpla* des chrysalides de grande taille, par exemple de *Sphinx*, *Smerinthus*, *Gastropacha*, etc., on obtenait exclusivement des femelles, tandis que les petites, comme celles de *Panolis*, *Vanessa*

lerana, etc., fournissaient seulement des mâles ; les chrysalides de taille intermédiaire, comme celles de *Pieris brassicæ*, donnaient les deux sexes avec prédominance de mâles.

Le fait est fort probable et s'accorderait avec ce que l'on sait de la ponte des Abeilles et des Osmies. Mais comme il nous est impossible d'admettre, à la suite de FABRE et de SCHEVIREW, que l'Hyménoptère choisisse *volontairement* le sexe de son œuf, il resterait à trouver le mécanisme du phénomène. Dans le cas du *Pimpla*, qui embrasse les chrysalides avec ses pattes, on peut se demander si, l'écartement plus grand de celles-ci ne détermine pas des contractions musculaires différentes. Cette hypothèse n'est pas absolument satisfaisante, car on ne voit guère comment la position d'appendices dépendant du thorax peut agir sur les muscles du réceptacle séminal. Il s'agit sans doute d'un réflexe dont le déterminisme est bien difficile à mettre en évidence expérimentalement.

Les chrysalides de *Pieris* récoltées au dehors me fournirent plus de *Pimpla* femelles que de mâles ; les pontes en captivité sur les mêmes chrysalides donnèrent une grande majorité de mâles. Ce dernier fait confirme les observations de SCHEVIREW, tandis que le premier ne les infirme qu'en apparence. Les mâles se développent en moyenne plus rapidement que les femelles et, par conséquent, éclosent plus tôt, notamment au début du printemps. La plupart devaient être déjà sortis avant ma récolte.

La durée du cycle évolutif est variable et dépend avant tout de la température. Les mâles provenant d'œufs pondus au début de juin furent adultes en 16 à 17 jours pour la plupart, en 24 ou même 25 jours pour une minorité. Les femelles ont un développement un peu plus long ; il varie à la même époque entre 20 et 26 jours. L'hiver se passe sous forme de larves et de nymphes dans les chrysalides.

La longueur de la vie de l'adulte captif et bien nourri est de 18 à 26 jours en été ; elle compte donc à peu près pour la moitié du cycle total.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

J'ai exposé successivement, dans les lignes qui précèdent, le comportement de chacun des insectes qui vivent à Montpellier aux dépens de la Piéride du chou et celui de leurs hyperparasites. Mais il ne suffit pas de considérer chacune de ces espèces isolément : elles sont groupées en un consortium exploitant la Piéride et tout ce qui touche l'une d'elles retentira sur les autres membres de l'association. Il est bien évident que toute cause de diminution des *Apanteles* pourra, non seulement faire augmenter le nombre des *Pieris*, mais encore celui des *Anilastus*, des *Pteromalus* et des *Pimpla* et diminuer celui des *Dibrachys*, des *Tetrastichus* et des *Hemiteles*. Il est bien évident aussi que dans chaque région existe un groupement différent, qui néanmoins arrive à maintenir son équilibre vaille que vaille. En Italie, MARTELLI n'a pas observé le *Pimpla instigator*, dont l'influence sur la diminution des chrysalides est si grande à Montpellier : en revanche d'autres parasites étaient présents, *Hemiteles melanarius*, *Bassus albosignatus*, que je n'ai pas rencontrés. Ailleurs encore se montrera le *Polyneura oculorum* qui se développe dans les œufs du Lépidoptère, entrant ainsi en compétition avec tous les autres exploitants, et de l'abondance duquel pourra dépendre, par conséquent, dans certaines localités, la fréquence de tous ses concurrents.

Il est donc nécessaire d'étudier les interactions réciproques de ces espèces ; non pas de toutes celles qui sont connues comme parasites de *Pieris brassicae*, car elles ne coexistent pas dans le même lieu, et l'on arriverait ainsi à des conceptions abstraites s'écartant de la réalité, mais de celles que j'ai trouvées réunies dans le territoire restreint sur lequel ont porté mes investigations : les données concrètes ainsi recueillies seront généralisées par la suite avec plus de profit.

Il sera utile ensuite de réunir et de comparer entre eux les faits épars fournis par chaque espèce en ce qui concerne le mode d'accouplement, le déterminisme de la ponte, la parthénogénèse, etc., faits sans grande portée lorsqu'ils restent isolés, mais qui s'éclairent mutuellement en étant groupés. On pourra alors jeter alors un coup d'œil en arrière et chercher à se rendre

compte si les actes si nombreux que comporte la vie de tous ces insectes ont tous leur utilité, s'ils réalisent dans chaque cas la meilleure adaptation possible ou s'ils ne sont parfois que le résultat de réflexes ou la réponse à des impulsions sans relations avec le bien de l'individu ou celui de la race.

1. Rapports des parasites avec leur hôte

Le *Pieris brassicae* est toujours et partout un Lépidoptère très parasité. La cause profonde, qui est l'attraction qu'il exerce vis-à-vis de beaucoup d'espèces, échappe plus ou moins à notre analyse. Mais on peut cependant remarquer que plusieurs faits concourent à multiplier les chances de parasitisme aux dépens de cet insecte :

1° Les espèces qui subissent l'attirance de la Piéride sont toutes plus ou moins polyphages. C'est une condition excellente pour leur persistance et leur multiplication, car elles peuvent se maintenir en cas de disparition ou de diminution temporaire de la Piéride dans leur voisinage, sous l'influence de conditions météorologiques ou d'absence de nourriture. Elles donneront de nouveaux essaims dès que la Piéride reparaitra.

Encore faut-il que ces parasites, tout polyphages qu'ils sont, soient attirés par la Piéride autant ou davantage que par leurs autres hôtes, faute de quoi, pour peu que ces nouvelles proies se missent à abonder dans les alentours, la Piéride serait délaissée.

Or nous voyons que le *Pimpla instigator*, le *Pteromalus puparum*, l'*Anilastus* et l'*Apanteles*, c'est-à-dire les quatre plus grands destructeurs faisant partie de notre groupement, sont tous quatre polyphages, mais qu'aucun autre insecte ne paraît leur convenir au même degré que notre *Pieris*. Il suffit de rappeler par exemple ce que j'ai dit du comportement du *Pimpla* vis-à-vis des autres chrysalides. L'*Apanteles* passe communément pour l'ennemi par excellence de la chenille du chou, et nous savons que ce n'est guère qu'occasionnellement qu'on le rencontre dans un certain nombre de ses hôtes.

L'exemple de l'*Apanteles glomeratus* est très bon pour faire ressortir l'influence de la polyphagie sur le maintien d'un para-

site chez son hôte dominant. A Montpellier, l'activité de ce Braconide cessant avant celle de sa victime, la plupart des Piérides qui se développent à l'automne échappent à son emprise. Mais, en revanche, un grand nombre d'adultes se retrouvent dès le printemps prêts à engager la lutte. Il ne s'agit pas seulement de ceux qui ont passé la mauvaise saison dans un cocon, mais des individus qui ont hiverné dans le corps de l'*Aporia crataegi* et en sont sortis dès les premiers jours d'avril. L'*Aporia crataegi* a donc une influence doublement favorable : d'abord en multipliant le nombre des agresseurs du *Pieris brassicae* au début du printemps, ensuite en servant de réserve à l'*Apanteles* en cas de disparition momentanée de l'hôte principal. Un des champs de choux que j'observais, peuplé de Piérides parasitées, était voisin d'une petite pépinière d'arbres fruitiers qu'exploitaient des chenilles d'*Aporia* décimées, elles aussi, par l'*Apanteles*. On conçoit donc très bien qu'en cas de cessation momentanée de la culture des choux dans ces parages, l'*Apanteles* eut reparu dans les Piérides dès la reprise de cette culture, avec une rapidité étonnante pour qui n'aurait pas observé l'*Aporia*.

2° Les générations de *Pieris brassicae* chevauchent l'une sur l'autre de telle sorte qu'on rencontre à toute époque tous les stades de l'insecte. Ceci est vrai surtout dans le midi. D'après PICTET, il n'y aurait en Suisse que deux générations en année normale, et la première apparaît très tard. On pourrait en compter au moins trois à Montpellier, mais il n'est guère possible de les distinguer. On voit voler des papillons dès la fin de mars et on en rencontre tous les jours jusqu'à la fin d'octobre : en tout temps coexistent des œufs, des larves de tout âge et des chrysalides. Des chenilles grandes et moyennes se rencontraient encore le 1^{er} décembre, et elles se chrysalidèrent. On peut noter à ce sujet, que les larves de cette espèce ne sont pas aussi frileuses que le dit PICTET ; d'après cet observateur, les chenilles de *Pieris* peuvent hiverner à la condition que la température ne descende pas au-dessous de 0°. Or on rencontrait à Montpellier, à la fin de novembre, de nombreuses chenilles très bien portantes, malgré des gelées très dures au début du mois, dont l'une atteignit — 6°. Il est vrai que les gelées ne durent jamais que quelques heures dans la matinée et que

pendant l'après-midi, le thermomètre dépasse toujours 0°, même dans les jours les plus froids des hivers rigoureux.

Ces conditions se retrouvent chez peu de Lépidoptères et elles sont évidemment excellentes pour des parasites doués de beaucoup de générations (plus que l'hôte) et ne passant que dans un stade déterminé du développement. C'est le cas de notre tétrade de parasites importants : *Apanteles*, *Anilastus*, *Pteromalus* et *Pimpla*, et aussi des ennemis secondaires : *Dibrachys* sp.?, *Compsilura*, *Angitia*, etc. Tous accomplissent leur cycle plus vite que la Piéride ⁽¹⁾ et comme ils ont besoin d'un stade précis : chenille venant d'éclore (*Apanteles*), jeune chenille (*Anilastus*), chrysalide (*Pimpla*, *Pteromalus*, *Dibrachys*), ils ne pullulent que parce qu'à quelque moment qu'éclosent les adultes, ils trouvent ce qui leur est nécessaire.

3° La Piéride est très parasitée, enfin et surtout parce qu'elle est très abondante et que ses individus sont groupés en colonies compactes et concentrés sur le même point ⁽²⁾. Leurs qualités attractives se multiplient par là même, du fait que les émanations odorantes, l'attraction visuelle, etc., agissent plus puissamment, et surtout parce que tout parasite éclos dans un de ces groupements, trouvant à pondre sur place, n'a pas tendance à le quitter.

Ayant eu besoin, à une certaine période, de chenilles indemnes, je ne pus m'en procurer, toutes celles que je récoltais dans les cultures de choux contenant, à ce moment, des larves d'*Apanteles* ou d'*Anilastus*. Un lot de *Pieris*, rencontré en pleine garrigue sur des crucifères spontanées, me fut apporté et reconnu non parasité. Cette immunité d'une centaine d'individus environ provenait, dans ce cas, de l'isolement de cette petite colonie. Elle ne se fut jamais rencontrée chez des chenilles qui hantent les Crucifères cultivées dont 65 0/0 en moyenne contiennent des *Apanteles*.

GIARD (1908) avait remarqué que les chenilles de *Pieris brassicae* qui se nourrissent sur le Căprier et sur le *Calile maritima* sont indemnes de tout parasite. Le fait a été confirmé par MAR-

(1) L'*Apanteles*, par exemple, qui est l'espèce dont le développement est le plus lent, gagne au moins sur son hôte tout le temps que la Piéride passe à l'état d'œuf.

(2) Voir E. RABAUD : la Vie et la mort des espèces.

TELLI (1910) ⁽¹⁾ en ce qui concerne le Câprier : aucune des chenilles récoltées sur cette plante ne contenait d'*Anilastus* et une seule sur 211 contenait des *Apanteles* ⁽²⁾. Ces cas d'immunité (surtout en ce qui concerne le *Cakile*) peuvent tenir à l'isolement des colonies. Mais on peut les interpréter comme provenant de l'influence du végétal dont l'odeur peut éloigner les parasites, et la comparaison avec l'*Icerya purchasi* est très instructive. Cette Cochenille est respectée par le *Novius cardinalis* quand elle est établie sur le *Spartium junceum*, et la Coccinelle ne dévore même pas en captivité les *Icerya* recueillies sur le Genêt d'Espagne ⁽³⁾.

On a souvent tendance à considérer l'action de la plupart des parasites comme cyclique : l'hôte se multipliant d'une génération à l'autre en progression arithmétique, le parasite se multiplie suivant une progression géométrique. Il arrive un moment, généralement lors d'une année où les dégâts sont maximums, où tous les individus hôtes sont parasités, et l'année suivante on assistera à une disparition complète de l'espèce nuisible. Puis le parasite disparaissant en même temps, faute de victimes, l'hôte recommencera à croître jusqu'à ce que son ennemi parvienne à le dépasser. Ce schéma est loin de correspondre à la majorité des cas : Il est exact pour la Galéruque de l'Orme et le *Tetrastichus xanthomelanus*, mais ne rend pas compte des faits en ce qui concerne la Piéride du chou.

PICRET explique en partie l'abondance des Piérides en Suisse en 1917 par l'absence presque complète des *Apanteles* en 1916. Je n'ai jamais rien observé de semblable dans l'Hérault. J'ai toujours remarqué, au contraire, que la proportion de chenilles parasitées par le Braconide se maintenait sensiblement la même d'une année à l'autre, et oscillait autour de 65 0/0. L'*Apanteles* n'agit donc pas d'une façon cyclique ; son action modératrice est continue. Il en est de même, d'ailleurs, des *Anilastus*, *Pimpla*, *Pteromalus*, etc. L'ensemble de ces parasi-

(1) Qui se garde de citer GIARD. L'absence complète de références bibliographiques est regrettable chez certains auteurs italiens.

(2) Il serait intéressant de vérifier s'il en est de même des *Pieris rapæ* et *napi* lorsqu'ils attaquent la capucine.

(3) M. POUTHIER m'a fait remarquer ce fait curieux lors de mon passage à l'Insectarium de Menton.

tes ne parvient pas à se multiplier suffisamment pour détruire toutes les Piérides et les faire disparaître pendant un certain temps. Aussi celles-ci sont-elles tous les ans fort abondantes à Montpellier.

Il est certain que le *Pteromalus* à lui seul, par exemple, ne suffirait pas pour détruire la Piéride, puisque les chrysalides attaquées, récoltées dans la nature, renferment une moyenne de 36 individus. Or une seule Piéride pond environ 120 œufs. On voit donc qu'à la génération suivante l'avantage serait pour le Lépidoptère, quoique la fécondité théorique du *Pteromalus* soit plus grande, puisqu'en captivité on peut lui faire pondre de 100 à 200 œufs.

Mais, si l'on considère tous les parasites en bloc, on est surpris que leur action combinée soit insuffisante pour exterminer les *Pieris*. J'ai dit que 65 0/0 des chenilles mouraient du fait de l'*Apanteles*. Mais cette statistique s'entend des chenilles restées vivantes à leur dernière mue, car une dime importante a été prélevée sur les chenilles moyennes par l'*Anilastus ebeninus*. Quant aux individus restants, qui se chrysalident, bien peu doivent échapper aux efforts combinés du *Pimpla instigator* et du *Pteromalus puparum*, d'autant que d'autres causes de destruction interviennent, en particulier les mycoses chez les chrysalides d'hiver, les Fourmis qui dévorent des chrysalides en été, et une grosse Araignée du genre Ségestrie, qui hante les trous des murs et tue les chenilles qui passent à sa portée.

La fécondité réunie des quatre Hyménoptères que je viens de citer est assez grande pour utiliser toutes les chenilles ou toutes les chrysalides, mais il suffit que, sur les 120 œufs pondus par une Piéride, deux seulement parviennent à donner le papillon pour qu'une nouvelle ponte de 120 œufs soit fournie à la génération suivante, et les deux chrysalides nécessaires seront épargnées par le simple jeu du hasard. *Pteromalus* et *Pimpla*, en parcourant leur terrain de chasse, laisseront de côté de rares exemplaires plus écartés ou mieux abrités, et, il suffit qu'il en reste 2 sur 120.

D'autre part la proportion des *Pieris* est rétablie dans les cultures maraichères d'une année à l'autre par les causes suivantes :

a) Les chenilles ayant vécu isolées loin des jardins sur des

Crucifères sauvages, sont généralement indemnes. Les papillons qu'elles produisent volent assez loin et retournent aux choux cultivés dont l'attrance est plus massive.

b) Près de mes champs d'observation étaient des Câpriens pouvant fournir un abri à des nichées saines, essayant ensuite sur des Crucifères voisines.

c) La durée de l'activité des *Pieris* ne coïncide pas exactement avec celle de tous ses parasites. C'est ainsi qu'en 1921 on trouvait à Montpellier des chenilles de toute taille, encore vers le 1^{er} décembre. Deux cents individus recueillis au cours de novembre furent trouvés sains, à l'exception de quatre d'entre eux qui contenaient des *Apanteles*. On peut donc considérer les chenilles de l'arrière-saison comme pratiquement à l'abri du Braconide, à Montpellier du moins, car en juin le même élevage de 200 chenilles eut donné de 120 à 130 individus parasités.

Il n'en est pas de même pour le *Pteromalus* qui pondait encore à Montpellier le 29 novembre, ce qui corrigeait, au désavantage de la Piéride, le défaut d'*Apanteles*, car le Chalcidien trouvait ainsi plus de chrysalides à peupler.

Les cas d'alternances régulières d'invasions et de disparitions d'un insecte phytophage sont faciles à concevoir sous l'action d'un parasite unique et spécifique, qui rétrocede brusquement faute de proie après avoir infesté tous les individus de l'espèce hôte; mais nous savons que les ennemis de la Piéride sont multiples et polyphages. La diminution du Lépidoptère n'entraîne pas la leur; il n'y a pas d'action cyclique possible, d'autant moins qu'il existe plusieurs parasites d'importance presque égale et que si l'un vient à disparaître momentanément, les autres n'en prendront que plus d'extension.

Ces considérations nous expliquent que les parasites ne réduisent pas sensiblement le nombre des Piérides d'une année à l'autre, et que la diminution qui s'observe, assez rarement d'ailleurs, chez celles-ci peut dépendre plutôt de causes climatiques, mais elles ne doivent pas nous faire concevoir l'efficacité de ces entomophages comme nulle ou insignifiante. Pour s'en rendre compte, il suffit d'imaginer ce que deviendrait la culture des Crucifères, si les 120 œufs de chaque ponte produisaient 120 papillons à chaque génération, au lieu qu'environ 118

d'entre eux soient arrêtés à un moment quelconque de leur évolution. S'il y a encore des choux, nous le devons aux *Apanteles*, aux *Pteromalus* et à leurs émules.

Il est à remarquer que l'*Anilastus* est le seul qui réduise la période de dégâts de la Piéride. Les autres, *Apanteles*, *Compsilura* et à plus forte raison *Pimpla*, *Pteromalus*, etc., n'ont d'action qu'en limitant préventivement le nombre d'individus de la génération future. Il en est de même, soit dit en passant, de tous les hyperparasites de l'*Apanteles*; les Piérides de la génération actuelle n'en retirent aucun bénéfice.

2. Rapports des parasites entre eux. Le coparasitisme et l'hyperparasitisme.

Nous devons examiner maintenant les actions que les parasites exercent les uns sur les autres. Tout ce que laisse une espèce est autant de profit pour les autres, et plus l'*Apanteles* sera rare, plus le *Pteromalus* et le *Pimpla* auront de chrysalides à leur disposition. Sachant ce que le Braconide détruit, il ne serait donc pas exact, s'il disparaissait, de supposer accru d'autant le nombre des Piérides, car les autres Hyménoptères rétabliraient l'équilibre. Cet équilibre qui se maintient tant bien que mal, d'une année à l'autre, se retrouve à peu près partout, quel que soit l'ensemble des espèces parasites agissant en commun. Je n'ai pas trouvé le *Polynema ovulorum* dans l'association que j'ai étudiée. Là où on le rencontre, il est évident que tout ce qui est à son actif doit être porté au passif des exploiters de la chenille et de la chrysalide, sans que le résultat final soit sensiblement modifié.

Les parasites produisent un effet destructif global, mais ils agissent indépendamment. Contrairement à l'affirmation de certains auteurs, aucun d'entre eux ne sait reconnaître les victimes déjà parasitées, soit par d'autres espèces, soit par la leur, soit par eux-mêmes dans une ponte précédente; toutes mes observations sont décisives sur ce point. L'hostilité entre femelles de même espèce, que j'ai notée très vive chez le *Tetrastichus xanthomelanus*, ne s'observe chez aucun des exploiters de la Piéride. Il arrive donc très fréquemment que le même hôte reçoit des pontes variées et en surnombre. Ceci

nous amène à considérer les faits de coparasitisme et à en suivre les résultats. Il faut distinguer deux cas :

a) Les parasites appartiennent à une espèce grégaire, c'est-à-dire que plusieurs larves se développent dans la même victime ; tel est le *Pteromalus puparum*. Nous savons que plusieurs femelles peuplent fréquemment une seule chrysalide ; mais qu'une nymphe reçoive la ponte d'un individu, de deux ou davantage, le résultat sera toujours le même : une centaine de larves au maximum se développeront. Le coparasitisme est donc désavantageux pour le *Pteromalus* et concourt à diminuer son efficacité.

b) Les parasites ont des larves solitaires ; c'est-à-dire qu'une deuxième larve de même espèce est condamnée à périr du fait du premier occupant. C'est le cas des *Pimpla*. Le coparasitisme, très fréquent chez *Pimpla instigator*, puisque j'ai vu pondre jusqu'à 7 œufs dans la même chrysalide, est encore plus désavantageux à l'Hyménoptère que dans le cas précédent.

Mais les cas les plus intéressants à considérer sont ceux où deux espèces différentes déposent leurs œufs dans le même individu. Si les deux parasites sont grégaires, ils peuvent coexister. MARTELLI, par exemple, a vu sortir en Italie, de la même chrysalide, des *Hemiteles melanarius*, espèce grégaire, et des *Pteromalus puparum*. Si les deux parasites sont solitaires, un seul triomphera. Si l'un est solitaire et le second grégaire, le premier aura toujours l'avantage.

J'ai fait de très nombreuses expériences portant sur ce dernier cas. Tantôt des chrysalides portant un œuf de *Pimpla* reçurent la ponte de *Pteromalus*, le même jour ou les jours suivants, tantôt des chrysalides peuplées par des *Pteromalus* furent ensuite soumises à une ou plusieurs *Pimpla*. De toute façon, un seul individu de *Pimpla instigator* se développa. C'était à prévoir puisqu'un parasite n'est solitaire que parce que sa larve ne tolère pas la présence d'autres convives, et non par un instinct de prévoyance maternelle.

Il arrive aussi que le *Pimpla instigator* pond dans une chrysalide contenant un *Compsilura*. La mort de sa progéniture est alors certaine, car la Tachinaire, prête à se nymphoser à ce moment, est sur le point de dévorer tous les organes du *Pieris* et sans doute aussi l'œuf ou la larve de *Pimpla*.

Comme je l'ai noté déjà, la présence simultanée de *Compsilura concinnata* et d'*Apanteles* dans une même chenille n'est pas une exception à cette règle, puisque la Tachinaire n'est pas à proprement parler solitaire et que, vivant dans l'intestin, elle n'est jamais en contact avec le Braconide. Elle pourrait sans doute entrer en concurrence avec lui, comme avec le *Pimpla*, lors de sa phase ultime de sarcophagie, mais celle-ci n'a lieu qu'après la sortie des larves d'*Apanteles* ⁽¹⁾.

L'influence des hyperparasites vient encore compliquer beaucoup les rapports réciproques entre tous ces insectes. Leur action destructrice est extrêmement efficace sur l'*Apanteles*, presque autant que celle du Braconide sur la Piéride. La plus grande part en revient au *Dibrachys boucheanus* et à l'*Hemiteles fulvipes*, en troisième lieu au *Tetrastichus rapo*. L'action de l'*Eutelus*, de l'*Habrocytus* et de l'*Hemiteles longicauda* est de minime importance. Un autre facteur primordial de diminution de l'*Apanteles* est la présence de Fourmis de plusieurs espèces qui mangent les larves. Les amas de cocons collés aux murs ne sont pas très attaqués, mais j'ai observé que les Fourmis détruisaient environ la moitié de ceux qui étaient placés sur les feuilles des arbres. Dès que l'une d'elles a dépisté un amas, il est exploité jusqu'à la dernière larve qu'il contient : la soie des cocons est découpée à l'aide des mandibules, la larve ou nymphe en est extraite et dévorée jusqu'à la dernière parcelle, ainsi, le plus souvent, que la chenille mourante qui languit à côté. Ce rôle malfaisant des Fourmis, qui revient surtout au *Cremastogaster scutellaris*, est compensé dans une certaine mesure par la destruction de quelques chrysalides de *Pieris*, choisies aussi parmi celles qui se fixent au feuillage. Mais les *Apanteles* sont attaqués dans de plus fortes proportions.

Une notion exacte de l'efficacité des hyperparasites est difficile à acquérir, car ils se font concurrence, de même que les parasites primaires. Certains d'entre eux peuvent en attaquer d'autres et devenir ainsi des parasites tertiaires. C'est ainsi que le *Dibrachys* pond aussi bien dans les cocons contenant déjà des *Hemiteles* que dans les autres, et que sa larve s'accommode de

(1) J'ai observé aussi, en hiver, une chrysalide hébergeant à la fois des *Pteromalus puparum* et une larve de *Compsilura*. Ce cas est fort intéressant, mais, étant unique, ne permet pas d'en tirer une conclusion.

sa nouvelle proie. Il en est certainement de même du *Tetrastichus rapo*, bien que je n'en aie pas de preuves directes, mais comme l'*Anilastus* lui convient au même degré que l'*Apanteles*, et qu'il se nourrit de larves putréfiées, il n'est pas douteux que l'*Hemiteles fulvipes* ne soit fréquemment sa victime.

Ce terme d'hyperparasite n'a d'ailleurs qu'un intérêt pratique. Il est nécessaire de connaître, en zoologie économique, les espèces détruisant les parasites utiles, afin, surtout, de pouvoir les éliminer lors d'une tentative d'acclimatation de ceux-ci. Mais la notion d'hyperparasitisme n'a pas grande signification du point de vue biologique. Le même insecte est tantôt parasite direct et tantôt hyperparasite. Tel est le cas du *Dibrachys boucheanus* dont la biologie est déterminée avant tout par l'ecto-parasitisme de la larve et sa vie à l'abri sous un couvert quelconque, un cocon par exemple. Il pond indifféremment sur des chenilles ayant filé, sur des Tenthredes, des Braconides, des larves de charançons protégées par l'enveloppe du grain, etc. Sa larve a exactement le même genre de vie lorsqu'elle suce extérieurement un Lophyre enfermé dans sa coque, ou un *Apanteles* qui se trouve dans les mêmes conditions. Dans le premier cas cependant, c'est un parasite direct et dans le second un hyperparasite. Cette distinction est basée sur le comportement de l'hôte et non du *Dibrachys* et peu importe à celui-ci la façon dont sa victime a vécu avant son attaque.

Il en est de même d'une foule d'Hyménoptères, et en particulier de tous les hyperparasites qui vivaient à Montpellier dans mon terrain d'observation aux dépens de l'*Apanteles*. Tous ne l'attaquent que lorsqu'il est libéré de sa chenille ; ils se conduisent donc comme des parasites quelconques, ceux qui pondent sur les nymphes de Lépidoptères par exemple, et ne méritent à aucun titre d'être distingués par un nom spécial, sauf du point de vue utilitaire.

Bien différentes sont les espèces pondant dans le corps d'autres insectes lorsque ceux-ci sont plongés eux-mêmes dans les fissus d'un hôte vivant. Il y a là une sorte d'emboîtement successif de plusieurs parasites, qui mérite un nom spécial. On pourrait les désigner sous le nom de *synarthroparasites*, par opposition à ceux de la première catégorie, les plus nombreux d'ailleurs et les moins intéressants, rentrant dans le cas des

parasites ordinaires et que l'on peut tout au plus séparer sous le nom de parasites secondaires ou *deutéroparasites*. Il demeure entendu que le *Tetrastichus rapo*, pondant dans l'*Anilastus* lorsque la chenille est réduite à sa peau qui ne constitue qu'une enveloppe, doit être considéré comme un *deutéroparasite*.

Rien n'est plus fréquent que ces Hyménoptères à mœurs mixtes, du type du *Dibrachys boucheanus*, se comportant tantôt en parasites primaires, tantôt en secondaires. Ceci montre bien par quelle voie une espèce peut devenir hyperparasite : l'étape n'est ni longue, ni difficile à franchir. Il arrive très souvent, par exemple, qu'un insecte se développe indifféremment aux dépens d'une chenille ou des ennemis de celle-ci : tel est le *Pteromalus egregius* qui pond aussi bien dans l'*Euproctis chrysorrhea* que dans son parasite *Apanteles lacteicolor*. Tel est encore le *Monodontomerus æreus*, dont la larve vit dans des chrysalides diverses et parfois dans les Tachinaires qui les attaquent, et le *Schedius kuwanae*, étudié par HOWARD et FISKE (1911) qui pond normalement dans les œufs de *Lymantria dispar*, mais s'accommode fort bien de la larve d'*Anastatus bifasciatus* lorsqu'il la rencontre dans un œuf qu'elle a déjà dévoré.

Le comportement des *Pimpla* jette une lumière particulièrement vive sur la facilité avec laquelle un parasite primaire peut devenir hyperparasite. La plupart de leurs espèces pondent dans les chrysalides de Lépidoptères. Mais si celles-ci, déjà parasitées contiennent la nymphe d'un autre térébrant, voire même d'un autre *Pimpla*, elle devient la proie du nouvel occupant. HOWARD et FISKE ont signalé des cas d'hyperparasitisme du *Pimpla instigator* introduit en Amérique, aux dépens d'une espèce indigène, le *Pimpla inquisitoriella*. J'ai moi-même obtenu l'éclosion, hors d'un tonnelet d'*Anilastus cheninus*, du *Pimpla alternans* qui vit normalement dans des Lépidoptères variés. Ce parasitisme aux dépens d'espèces du même genre rappelle les relations existant entre les Psithyres et les Bourdons, et les mœurs de certains Pompiles (*P. pectinipes*) qui deviennent parasites d'autres espèces du même genre.

3. Le déterminisme de la ponte. La nutrition aux dépens de l'hôte

La ponte est chez les insectes, et en particulier chez les Hyménoptères, l'acte le plus important, et autour duquel tout le comportement est orienté. Le déterminisme de la ponte paraît, à première vue, échapper à l'analyse par suite d'une trop grande complication. Cependant certains instincts, paraissant autrefois très compliqués, ont pu être ramenés à une simple suite de réflexes. L'instinct des Hyménoptères paralyseurs, si l'on en croit FABRE, serait d'une perfection et d'une complexité défiant nos moyens d'investigation. Nous savons aujourd'hui qu'il ne consiste qu'en coups d'aiguillons portés au hasard, et RABAUD a démontré qu'un *Mellinus* paralyse sa Mouche par suite d'un réflexe très simple et très facile à reproduire à volonté.

Je crois avoir montré, par des expériences aisées à répéter, que l'acte de la ponte, chez le *Pimpla instigator* peut être décomposé en deux réflexes, le premier purement olfactif, conditionnant l'érection de la tarière et la perforation du tégument de l'hôte, le second d'origine tactile présidant à l'émission de l'œuf⁽¹⁾. Il ne s'ensuit pas qu'il en soit ainsi pour toutes les autres espèces, notamment pour l'*Habrocytus cionicida* étudié par LICHTENSTEIN (1921), quoique cet auteur n'ait pas prouvé que l'odorat n'intervienne pas dans une certaine mesure. Il est fort possible que la vue joue un rôle dans certains cas, mais il n'en demeure pas moins acquis que chez les *Pimpla*, un acte qui paraît fort complexe peut être déclenché, aussi souvent qu'on le désire, par des excitants à la disposition de l'expérimentateur.

Quelle que puisse être l'importance des autres sens, notamment de la vision, l'odorat d'abord, le tact en second lieu, me paraissent jouer chez les insectes un rôle prépondérant dans la ponte et ses préliminaires. J'ai déjà insisté, à propos des insectes du Figuier, sur l'importance de l'odorat en ce qui concerne le

(1) Mes expériences sur les *Pimpla* sont à comparer avec les observations de P. MARCHAL sur le *Tetrastichus (Lygellus) epilachnae* Giard, qu'il a vu pondre dans les dépouilles nymphales d'*Euxoehomus quadripustulatus*.

choix de l'hôte, végétal ou animal. La Teigne des Pommes de terre, par exemple, est attirée par l'odeur de certaines plantes, à l'exclusion de certaines autres. Mais, chez le *Pimpla*, le rôle des sensations olfactives est plus précis : non seulement elles guident l'Hyménoptère vers ses victimes, mais elles déclenchent le jeu de la tarière. Les Mouches qui lâchent leurs œufs sous l'influence d'une odeur spécifique, loin des substances convenant aux larves, présentent un cas intéressant de réflexe pur et dont on pourrait user comme moyen de destruction.

Les réflexes tactiles interviennent en second lieu, chez les *Pimpla*, pour l'émission de l'œuf. Leur rôle est très considérable chez une foule d'insectes. Je l'ai mis en lumière chez la Teigne des Pommes de terre et chez l'*Hesperophanes* du Figuier. Il est vraisemblable que le toucher est le sens directeur dans le comportement de l'*Habrocytus* décrit par LICHTENSTEIN.

L'étude précise du mécanisme de la ponte chez un plus grand nombre d'espèces, et surtout l'expérimentation, viendront sans doute préciser nos connaissances. Des causes accessoires, dans bien des cas, doivent se surajouter à celles dont il vient d'être question. Chez certains insectes, l'excitation mécanique produite par l'accouplement a pour effet de hâter l'évacuation des œufs ; GUYENOT l'a observé chez les *Drosophiles*, et moi-même chez *Phthorimæa* et chez *Hesperophanes griseus*. Mais, chez beaucoup d'Hyménoptères, ce facteur ne doit pas entrer en ligne de compte, puisque chez les *Pteromalus*, les *Dibrachys*, les *Hemiteles* et bien d'autres, les femelles vierges se comportent comme les autres, sans subir de retard dans l'évacuation de leur ponte.

Quoi qu'il en soit, le cas du *Pimpla* suffit pour nous prouver que les instincts passant pour les plus complexes sont accessibles à nos moyens d'investigation et résolubles en une suite de réflexes parfois faciles à mettre en évidence.

Au déterminisme de la ponte, se relie le problème plus général de l'attraction des insectes par certains végétaux et animaux. En ce qui concerne les parasites, nous voyons qu'ils peuvent subir une attraction, non seulement du fait des organismes qui servent de proie, mais d'autres qui leur sont inutiles. Ces attractions sont parfois très précises et ne sont sans

doute pas plus adaptatives que l'attraction exercée sur l'Homme par le tabac ou les liqueurs alcooliques. Le *Tetrastichus* est attiré par les cocons d'*Apanteles* et d'*Anilastus*, mais violemment aussi par des chenilles indemnes sur lesquelles il dépense en pure perte sa force musculaire.

La plupart des parasites ne subissent d'excitation vis-à-vis de leur proie, qu'à un stade unique de l'évolution de celle-ci. Les chenilles de *Pieris* laissent indifférents les *Pimpla* et le *Pteromalus puparum*; celui-ci n'est retenu auprès d'elles qu'à l'instant exact de l'immobilisation, et il est subitement incité à pondre par l'apparition de la nymphe. J'ai déjà fait remarquer qu'à l'action de la proie pouvait se mêler l'influence attirante ou répulsive du végétal nourricier, comme dans le cas du Câprier pour les ennemis des *Pieris*, ou du *Spartium* pour le *Novius cardinalis*.

L'emploi de la tarière pour la nutrition des femelles se relie aussi, dans une certaine mesure, à l'acte de la ponte. La nutrition aux dépens de l'hôte a été découverte par P. MARCHAL chez *Tetrastichus xanthomelanae*. Elle a été observée depuis par beaucoup d'auteurs, surtout chez des Chalcidiens; c'est certainement un phénomène très général, presque normal, pourrait-on dire. Je l'ai notée, en effet, chez des Chalcidiens, comme le *Pteromalus puparum*, et plus rarement chez le *Tetrastichus rapo*; chez des Braconides comme l'*Habrobracon Johansenni*; et chez des Ichneumonides, comme le *Pimpla instigator* où elle se rencontre même chez les mâles. Il faudrait y voir, d'après ROUBAUD (1917), qui l'a très bien étudiée chez *Nasonia brevicornis*, Chalcidien parasite des pupes de Muscides, l'origine adaptative de l'oviscapte. L'exercice de la ponte, quoique solidaire de l'acte nourricier, serait subordonné à celui-ci, et en dériverait secondairement. Tel n'est pas l'avis de LICHTENSTEIN (1921). Ce naturaliste a observé que l'*Habrocytus cionicida* parvient à aspirer le sang de sa larve de *Cionus* enfermée dans un cocon en sécrétant le long de sa tarière un manchon de mucus qui se solidifie et fonctionne comme puits artésien. Ce fait a été confirmé par TROUVELOT (1921) chez un Braconide, l'*Habrobracon Johansenni*, qui se comporte de la même façon chez *Phthorimaea operculella* ⁽¹⁾. D'après LICHTENSTEIN cet instinct est trop

(1) L'*Habrobracon* ne sécrète de tube que lorsqu'il pique le Tinéide à travers

compliqué pour être primitif et ne saurait avoir précédé celui de la ponte dans les larves de *Cionus*. La chose paraît certaine, mais l'argument n'est pas sans réplique, car si nous admettons que la sécrétion du tube est un perfectionnement secondairement acquis par l'*Habrocytus* et l'*Habrobracon*, il ne s'en suivra pas que le fait général de la nutrition à l'aide de l'oviscapte ne puisse être considéré comme primitif.

D'un autre côté, si l'on concède volontiers à ROUBAUD que l'intérêt individuel se trouve à l'origine des actes complexes des insectes, ou, pour mieux dire, que ceux-ci sont le jouet d'impulsions ne concordant pas toujours avec l'intérêt de leur descendance, cet auteur n'explique pas quel pouvait être le mode de ponte du Chalcidien avant qu'il ne fut amené secondairement à se servir de sa tarière à cet effet. Peut-être ses larves étaient-elles végétariennes, mais nous l'ignorons. Il existe d'ailleurs des Chalcidiens à larves phytophages, mais ce régime est-il primitif ou récent? Et nous n'en connaissons aucun parmi eux qui attaque des proies animales pour satisfaire ses appétits d'adultes.

En réalité, toutes les hypothèses sont également probables, et il est aussi vain d'espérer reconstituer la phylogénie de l'instinct que celle des formes, à l'aide d'une mise en série des cas rencontrés dans la nature actuelle. On trouve certainement beaucoup de térébrants dont l'adulte utilise l'hôte pour ses besoins propres; on en voit aussi quelques-uns qui n'en font rien, et tel m'a semblé l'*Apanteles glomeratus*; du moins je ne l'ai jamais surpris en train d'absorber les humeurs d'une chenille. Le *Tetrastichus rapo* ne suce jamais les *Apanteles* en cocons qui sont ses hôtes véritables; en revanche je l'ai vu, quoique très rarement, boire le sang des *Pieris* qui ne peuvent constituer une proie pour sa progéniture. Quel était donc, chez lui, le rôle primitif de la tarière? Le comportement des insectes est dominé par un complexe de réponses à des attractions innées dont il est bien difficile de sonder l'origine première. On conçoit très bien un Hyménoptère attiré par le goût d'une proie, prenant l'habitude de la percer pour s'en nourrir, puis,

son cocon; il peut aussi puiser le sang directement en attaquant des chenilles nues, comme je m'en suis assuré.

secondairement, y laissant son œuf; mais on conçoit aussi la marche inverse, celle de l'insecte humant la gouttelette de sang qui perle hors de l'orifice de ponte, puis dominé par l'attrait de cette nourriture au point de perforer des proies en dehors de tout besoin reproducteur. Les deux cas ont pu se produire, et rien ne nous empêche non plus d'imaginer que les deux attractions n'aient coexisté dès le début chez certaines espèces.

Ces réserves ne diminuent pas l'intérêt des remarques de RORBAUD sur l'influence de la satisfaction des besoins de l'adulte sur des actes qui paraissent en premier abord dirigés uniquement en vue du bien-être de la descendance.

4. L'accouplement. La reproduction chez les femelles vierges

Le mode d'accouplement et les circonstances qui accompagnent cet acte ne manquent pas d'intérêt et ne sont pas les mêmes chez toutes les espèces que j'ai observées.

Chez certaines d'entre elles, le mâle se livre à des préliminaires ayant sans doute pour effet de disposer la femelle à subir ses approches. C'est le cas de tous les Chalcidiens que j'ai étudiés, *Pteromalus puparum*, *Dibrachys boucheanus*, *Tetrastichus rapo*. Le mâle se juche sur le thorax de la femelle, se porte en avant, lui caresse la tête de ses pattes antérieures et de ses antennes, en faisant vibrer ses ailes, et recule vivement, en recourbant la pointe de son abdomen sous celui de sa compagne. Il renouvelle ces manœuvres jusqu'à ce que l'union soit effective.

Un Braconide, l'*Habrobracon Johansenni*, se comporte comme les Chalcidiens et je n'ai trouvé aucune différence dans sa façon de procéder, tandis qu'il s'écarte à ce point de vue des autres Braconides étudiés.

Ces derniers, *Apanteles* et *Microgaster*, forment, au contraire, avec les Ichneumonides (*Pimpla*) un groupe chez lequel tout espèce de préliminaires est exclue. Le mâle bondit sur la femelle qu'il maîtrise de ses pattes et s'accouple à l'instant. Les mâles de *Microgaster alvearius* demeurent sur le gâteau formé par l'ensemble des cocons et les parcourent en les palpant des

antennes et en faisant vibrer leurs ailes. Dès qu'une femelle sort, tous les mâles se précipitent, la saisissent et s'empilent sur son corps ; l'un d'eux, plus favorisé la possède, et la femelle est abandonnée.

D'un autre point de vue, on peut aussi classer les térébrants parasites en deux catégories, suivant que les mâles continuent à obséder les femelles déjà fécondées, et c'est le cas des Chalcidiens de mes élevages, de l'*Apanteles* et de l'*Habrobracon*, ou qu'elles leur deviennent indifférentes dès qu'elles se sont accouplées, comme chez les *Pimpla*, le *Microgaster alvearius*, le *Sycosoter Lavagnei* et d'un parasite de *Zygana occitanica*, le *Monodontomerus dentipes*, étudié par RABAUD (1910).

Les mâles de la première catégorie ne semblent pas en mesure de distinguer les femelles vierges des femelles fécondées, quoique celles-ci refusent toute nouvelle approche, et ils sont extrêmement gênants pour leurs compagnes, grimpant continuellement sur leur dos et les dérangeant même pendant la ponte, fait qui s'observe au plus haut degré chez le *Tetrastichus rapa*. La femelle ne chasse pas le mâle, mais elle reste passive et la pénétration des organes copulateurs ne peut s'effectuer.

Dans la seconde catégorie, au contraire, et c'est très net chez *Pimpla instigator*, dès l'instant qu'une femelle s'est accouplée et quelque soit le nombre de jours écoulés depuis ce moment, aucun mâle ne lui accorde la plus légère attention. J'ai même cité deux mâles vierges esquissant entre eux un simulacre d'accouplement, alors que les femelles fécondées, en société desquelles ils se trouvaient, ne les attiraient en aucune façon.

Mais les femelles de ces deux catégories ont ceci de commun qu'elles ne s'accouplent qu'une fois et méritent le nom d'*uninuptæ* donné pour cette raison aux *Pimpla* par SCHEVIREW. Si l'on en croit cet auteur, les *Theronia*, genre très voisin des *Pimpla*, seraient susceptibles de recevoir plusieurs fois les approches du mâle, aussi les a-t-il qualifiées de *multinuptæ*. Je ne connais pas d'autres Hyménoptères *multinuptæ* que les *Theronia*, tandis que les accouplements multiples sont extrêmement fréquents chez les Coléoptères et les Lépidoptères. J'ai constaté que l'Altise de la vigne peut s'accoupler une ou plusieurs fois par jour pendant trois mois.

La faculté que possèdent les mâles de reconnaître la virginité des femelles chez les *Pimpla* échappe à notre analyse ; on peut soupçonner qu'elle est sous la dépendance de l'odorat. Les *Pimpla* adultes exhalent une odeur très pénétrante surtout marquée chez les individus éclos depuis peu ; mais elle n'entre pas en jeu, car elle est identique chez les deux sexes, et ne disparaît pas après l'accouplement. D'autre part l'attirance ne réside pas dans une odeur ou tout autre propriété fugace qui s'évanouirait peu après l'éclosion et décélérerait aux mâles, à la vérité, les femelles fraîchement sorties du cocon plutôt que les vierges. En effet, des femelles non fécondées âgées de 20 jours, furent acceptées par des mâles, c'est-à-dire vers la fin de leur existence. Il y a donc bien véritablement une propriété attractive qui disparaît seulement, et pour toujours, à l'instant précis du rapprochement sexuel.

J'ai remarqué qu'un fort éclairage artificiel agissait comme un excitant génésique puissant sur les mâles de plusieurs espèces. Le fait est très marqué, entre autres, chez *Apanteles glomeratus*, *Habrobracon Johansenni* et *Tetrastichus rapo*. Chez ces Hyménoptères, et chez d'autres, un bocal maintenu à l'obscurité ou soumis à un éclairage modéré contient des adultes au repos ; il est porté brusquement à quelques centimètres d'une lampe électrique, et aussitôt tous les mâles s'agitent, poursuivent les femelles et recommencent sans arrêt les manœuvres préliminaires à l'accouplement. Les femelles des mêmes espèces voient leur instinct de ponte excité par la lumière électrique et se portent à nouveau sur des victimes délaissées auparavant, lorsqu'elles se trouvaient dans l'ombre.

J'ai recherché si la parthénogénèse était possible chez presque tous les Hyménoptères qui font l'objet de ce travail et je l'ai constatée chez presque toutes les espèces expérimentées, c'est-à-dire chez *Pteromalus puparum*, *Dibrachys boucheanus*, *Apanteles glomeratus*, *Pimpla instigator*, *Hemiteles fulvipes* et *Hemiteles longicauda*. Elle existe indubitablement aussi chez le *Dibrachys* parasite de la chrysalide de *Pieris*, car on ne peut guère interpréter autrement l'éclosion des mâles que j'ai obtenue.

La parthénogénèse est donc un phénomène qui apparaît de plus en plus comme général chez les Hyménoptères. Peut-être même est-il constant. A vrai dire il doit se présenter assez

rarement dans la nature, puisque les femelles que l'on capture au dehors sont presque toujours fécondées et que leur progéniture est presque toujours des deux sexes. Les mâles, surtout chez les Chalcidiens, sont souvent moins nombreux que les femelles. Mais on conçoit que celles-ci trouvent la plupart du temps à s'accoupler, puisqu'elles ne le font qu'une fois et que les mâles sont susceptibles de renouveler l'acte sexuel à de nombreuses reprises. On obtient de temps à autre des éclosions de nichées composées exclusivement de mâles, et beaucoup de naturalistes l'avaient observé très anciennement sans en soupçonner la cause.

Il est extrêmement probable que le cas de l'Abeille, c'est-à-dire arrhénotoquie exclusive chez la femelle vierge, avec œufs femelles fécondés et œufs mâles non fécondés chez la femelle accouplée, se retrouve chez la grande majorité des Hyménoptères, et il en est certainement ainsi chez les Osmies. On ne connaissait guère, jusqu'à présent, comme faisant exception, que certaines Tenthredes (*Nematus*, *Dineura*, *Eriocampa*, etc.) chez lesquelles la femelle vierge est thélytoque. La thélytoquie que j'ai observée chez l'*Hemiteles longicauda* est donc remarquable en ce qu'elle rapproche le mode de reproduction de cet insecte de celui des Tenthredes, et l'éloigne des autres Ichneumonides qui, comme les *Pimpla*, sont arrhénotoques. Il s'écarte même, à ce point de vue, d'un insecte du même genre dont les mœurs sont identiques, l'*Hemiteles fulvipes*, dont la virginité s'accompagne d'arrhénotoquie.

Un cas très aberrant, et assez embarrassant pour la théorie chromosomienne du sexe ⁽¹⁾, est celui d'un Braconide parasite des Pucerons, le *Lysiphlebus tritici*, doué normalement de parthénogénèse arrhénotoque, mais dont quelques œufs non fécondés sont parfois femelles. C'est ainsi que, d'après HUXTER, sur 332 individus sans père, 339 furent mâles et 13 furent femelles. Les observations de HUXTER, que confirment d'ailleurs celles de WEBSTER sur le même insecte, sont à rapprocher de celles d'ADLER, beaucoup plus anciennes sur *Pteromalus puparum*. Contrairement à cet auteur, je n'ai jamais rencontré de femelles dans la descendance des vierges de cette espèce, mais il

(1) Des explications ont cependant déjà été fournies.

n'est pas impossible que le fait se produise exceptionnellement.

Enfin SMITH a noté, chez *Melittobia acasta*, un mode de ponte parthénogénétique très différent de ce que l'on connaît chez les autres Hyménoptères. Chez cet insecte, la femelle fécondée ne produit qu'un pourcentage très faible de mâles. Lorsqu'elle ne s'est pas accouplée, elle retient les œufs qui auraient donné normalement des femelles et ne pond que le très petit nombre qui produit ordinairement des mâles. J'ai observé, au contraire, chez *Dibrachys*, *Pteromalus*, etc., que la fécondité de femelles n'était nullement diminuée par le défaut d'accouplement. On n'imagine pas nettement par quel mécanisme le *Melittobia* peut retenir des œufs dont le sexe serait prédéterminé, indépendamment même de la pénétration du spermatozoïde, et l'étude de cet insecte, d'ailleurs indigène en France, mériterait d'être reprise.

5. Comportement et adaptation.

Jamais instinct n'a failli à ses promesses, dit FABRE dans ses souvenirs entomologiques ; pensée consolante sans doute pour le papillon qui se brûle les ailes à la flamme d'une lampe, mais qui ne satisfait qu'un nombre de naturalistes de jour en jour plus restreint. Sans se croire finalistes, cependant, beaucoup de zoologistes, surtout à l'étranger, paraissent admettre qu'un acte instinctif ne saurait être mal adapté, et que tout comportement, non pas même nuisible, mais inutile à l'espèce, est condamné à disparaître. Cette opinion répandue surtout chez les peuples d'éducation germanique ou anglo-saxonne, où les idées darwiniennes ont encore une grande influence, est bien voisine du finalisme. Elle est basée, en effet, sur un mode de raisonnement très simple, qui fut le leit-motiv de toute la seconde phase de la vie de DARWIN et que l'on retrouve à chaque page de ses écrits, en particulier dans sa correspondance. En présence d'un organe, d'un ornement, d'une différence sexuelle, d'un comportement quelconque, DARWIN se demandait uniquement quelle pouvait en être l'utilité. Il la trouvait toujours, fût-ce en se torturant l'esprit, et considérait dès lors le problème comme résolu. L'organe ou l'acte instinctif en question étant utile, avait été maintenu par la sélection natu-

relle. Donc pour DARWIN et ses disciples, comme pour FABRE et BERNARDIN DE SAINT-PIERRE, un instinct ne peut faillir à ses promesses, sous peine de disparition.

Il n'est pas question d'accumuler ici tous les exemples contraires à cette conception, mais je ne crois pas sans intérêt de terminer ce travail sur les parasites de la Piéride en montrant ce qu'on en peut extraire du point de vue de l'adaptation de l'instinct.

Certains faits sont impressionnants; ils paraissent si bien calculés, si bien adaptés à une fin qu'on a peine à croire à leur inutilité. Lorsqu'on observe le comportement du *Tetrastichus rapo* en présence des chenilles de *Pieris*, ses précautions, son allure prudente, son avance et ses reculs, sa tarière dégainée avec une lenteur infinie, puis rentrée subitement au moindre mouvement de la proie, son obstination durant des heures, à revenir vers une Piéride qui l'a chassé, secoué et mordu, il ne semble pas possible d'écarter l'hypothèse d'un comportement merveilleusement adapté à la lutte avec un adversaire dont on ne peut triompher que par la patience et la ruse. Nous savons cependant que ce long et émouvant combat est livré en pure perte. La Piéride sera piquée et sa mort en sera la conséquence, mais elle ne profitera en aucune façon au meurtrier et à sa progéniture. Voilà donc un insecte à vie courte et à énergie limitée, qui en gaspille une bonne part en des gestes fatigants et vains, gestes dont la précision est bien faite pour illusionner quiconque n'en aura pas observé les résultats.

Un autre instinct mal adapté, et qui aurait dû disparaître depuis longtemps, est celui de ces mâles d'*uninuptæ*, *Pteromalus*, *Tetrastichus*, *Apanteles*, etc., qui importunent leurs compagnes déjà fécondées. On ne saurait croire à quel point cette façon de faire est nuisible aux femelles et les gêne dans l'exercice de la reproduction. L'une d'entre elles, surtout chez les *Tetrastichus*, a-t-elle enfoncé sa tarière, qu'un mâle l'assaille et la lui fait rentrer; elle trouve avec beaucoup de peine un nouveau point favorable, l'agression d'un second mâle l'en chasse, et le fait se renouvelle plusieurs fois. Cet instinct, nuisible à la femelle, inutile au mâle puisqu'un nouveau coït est impossible à obtenir, n'a cependant pas disparu. On le conçoit d'autant moins qu'il n'existe pas chez les *Pimpla* et beaucoup

d'autres espèces. Il s'observe chez les *Apanteles*, mais pas chez les *Microgaster* qui sont si voisins. Il persiste chez les *Pteromalus*, mais ne se rencontre pas chez d'autres Chalcidiens comme les *Monodontomerus*.

Le fait de se nourrir aux dépens de la victime destinée aux larves peut passer pour utile, en ce sens qu'il économise le temps et permet à la femelle de se sustenter et de déposer sa ponte au même endroit. Mais lorsqu'on voit d'aveugles *Pimpla* pondre un œuf dans une chrysalide, puis, aussitôt après, la labourer à coups d'oviscapte et en exprimer le sang au point de la vider et de l'aplatir, on est naturellement conduit à penser que les réflexes divers auxquels obéissent les *Pimpla* ne sont pas combinés de la façon la plus favorable possible pour l'avenir de la race.

Le *Tetrastichus xanthomelænxæ* montre de la jalousie vis-à-vis de ses congénères et défend vigoureusement contre eux l'amas d'œufs de Galéruques sur lequel il est juché. Cet instinct paraît utile puisqu'il évite que plusieurs œufs soient déposés dans une proie qui ne peut en nourrir qu'un seul, et assure en même temps la survivance du plus apte. Mais le *Tetrastichus rapo*, le *Dibrachys boucheanus*, le *Pteromalus puparum*, le *Pimpla instigator* font fi de la concurrence et leur mansuétude est telle que trois *Pimpla*, par exemple, chevauchent à la fois la même chrysalide, et quoique gênés mutuellement, y déposent trois œufs dont deux périront.

Les sens des Hyménoptères ne manquent pas de finesse, si l'on en juge par les mâles de *Pimpla instigator* ou de *Microgaster alvearius* qui ne confondent jamais les femelles vierges et celles qui furent accouplées. Cependant aucun sens ne prévient les femelles que leur proie est déjà parasitée, et c'eût été d'un intérêt adaptatif autrement plus considérable. Bien plus, la même *Pimpla* ira pondre une seconde fois dans une Piéride qu'elle a quittée quelques instants auparavant, restreignant d'autant sa progéniture, et condamnant ses enfants à se dévorer entre eux.

De même rien n'avertit le *Dibrachys boucheanus* qu'il pond dans des cocons contenant des nymphes d'*Apanteles* trop anciennes, et que ses larves périront ainsi d'inanition, ni non

plus le *Pimpla instigator* que la chrysalide qui l'attire recèle un *Compsilura* prêt à tuer l'œuf qu'il va y déposer.

Un grand nombre d'instincts paraissent adaptatifs ; souvent ils répondent à une excitation n'ayant rien à voir avec le but utilitaire que nous leur assignons. Tel est le curieux cas des *Pteromalus* factionnaires, en expectative devant la chenille étendue sur son tapis de soie et ligottée par sa ceinture. Ils semblent faire le guet, prêts à bondir sur la nymphe, dès qu'elle surgira, et ils bondissent effectivement. L'illusion finaliste tient ici à ce que nous considérons l'acte isolément sans faire de comparaisons. Mais si nous rapprochons de ce fait celui de *Myeloïs cribrella* immobilisée par le contact de la soie, peut-être aussi celui du *Pteromalus egregius* hibernant dans les bourses soyeuses d'*Euproctis chrysorrhœa*, une lueur soudaine surgit, celle de l'effet inhibiteur de la soie, et ce qui nous semble adapté pour le *Pteromalus puparum*, nous apparaît sans conteste comme inutile dans le cas du *Myeloïs*.

Certains actes des insectes sont considérés comme ayant un but finaliste, et, en effet, ils paraissent utiles ; nul ne prétend évidemment que tous les instincts soient nuisibles. Mais le mécanisme qui les détermine n'a aucun rapport avec la fin qu'on leur attribue et ce n'est que par hasard que l'animal en tire profit. Un naturaliste, par ailleurs excellent observateur, mais imbu d'idées qui n'ont plus cours en France, A. PICTET, nous en fournit un exemple typique. A propos de chenilles de *Pieris* nées à l'arrière saison et surprises par l'abaissement de la température, il dit en effet : « Cependant, ces dernières ont « essayé de lutter contre le froid en tissant le 31 octobre, sur la « face inférieure d'une feuille, un réseau de fils de soie derrière « lequel elles se sont retirées ; mais cette précaution, absolu- « ment anormale pour cette espèce, ne les a pas empêchées de « périr ».

Ce n'est là, peut-être qu'une simple façon de parler. Mais elle est absolument vicieuse, et un zoologiste qui consacre sa vie à l'étude de la biologie des insectes, laisse douter, en s'exprimant ainsi, de la façon dont il conçoit le mécanisme des phénomènes naturels. A qui fera-t-on admettre, en effet, qu'une chenille *essaie de lutter contre le froid* et qu'elle tisse une toile dans ce but, ce qui nécessiterait chez l'insecte une connaissance

approfondie de la non conductibilité de la soie vis-à-vis de la chaleur. Et si on ne veut le faire admettre à personne, pourquoi le dire ?

L'origine du fait observé par PICTET est cependant très simple. Le filage n'est pas un acte anormal chez les *Pieris* ; elles filent toutes et lorsqu'on les renferme dans un étroit bocal où elles sont forcées de se maintenir les unes près des autres et de stationner longtemps au même endroit, les parois du récipient sont bientôt tapissées de toiles, quelque soit la température. Celle-ci n'est donc pour rien dans le phénomène qui est plutôt sous la dépendance du confinement. On sait, d'autre part, que toutes les réactions des invertébrés diminuent d'intensité avec le froid, et il en est ainsi, en particulier, de la rapidité de leurs mouvements. Quand l'abaissement atteint un certain degré, les chenilles restent presque immobiles en un point de la feuille et se trouvent confinées, comme elles l'étaient dans le bocal. L'entrecroisement des fils de soie se produit dans les mêmes conditions. Ce n'est donc pas pour se garantir du froid qu'elles restent immobiles sous une toile ; c'est l'action du froid qui les a immobilisées, et c'est leur immobilisation qui les a fait tisser.

Mais, là encore, l'explication finaliste provient de ce que le fait est considéré isolément. Vient-on à le comparer avec le phénomène du bocal, on voit que le tissage, par hasard utile dans un cas, est indifférent dans l'autre ; mais ici aussi bien que là, le mécanisme de sa production est le même, et indépendant de tout but utilitaire.

Les instincts sont plus ou moins mal adaptés ; l'insecte se débrouille comme il peut et maintient sa race tant bien que mal, tout en étant entraîné par des tendances dont beaucoup lui sont défavorables. Jouet d'impulsions inéluctables, obéissant à des réflexes variés, soumis à des attirances de toutes sortes, il y satisfait en dehors de toute finalité, et les comportements les plus nuisibles, tant qu'ils sont compatibles avec une misérable survie de l'espèce, ne paraissent guère donner prise à la sélection.

BIBLIOGRAPHIE

1918. ADLER (S.). — Zur biologie von *Apanteles glomeratus* L. *Zeitschr. Wissen. Insektenbiol.* Berlin, XIV, n° 7-8, 15 décembre 1918.
1920. — Lebensweise und Fortpflanzung der Schmarotzer der Kohlweisslings-raupe *Apanteles glomeratus* L. *Aus. d. Natur.*, XVI, 1920.
1913. BARSACQ (J.). — Le Bombyx dissimblable ou spongieuse. *Revue de phytopathologie appliquée.* Paris, I, n° 5, août 1913.
1894. BERTHOUMIER (V.). — Monographie des Ichneumonides d'Europe et des pays limitrophes. *Annales Soc. entom. de France*, 1894.
1921. CAULLERY (M.). — Le Parasitisme et la Symbiose. Paris, Doin, 1921.
1918. COLLIN (J. E.). — A short summary of our Knowledge of the Frit-fly. *Ann. apply Biology.* Cambridge, V, n° 2, october 1918.
1919. GATENBY (J.-B.). — Note of *Apanteles glomeratus*, a Braconid parasite of the larva of *Pieris brassicæ*. *Entomologist Monthly Magaz.* London, jan.-febr., 1919, pp. 19-26.
1909. GAULLE (J. de). — Catalogue des Hyménoptères de France. *Feuille des J. Naturalistes*, 1909.
1918. GAUTIER (Cl.). — Sur quelques faits relatifs aux larves de Piérides. *C. R. Soc. Biol.*, février 1918.
1918. — La ponte des *Apanteles* parasites de *Pieris brassicæ*. *C. R. Soc. Biolog.*, Paris, 27 juillet 1918.
1919. — Etudes physiologiques et parasitologiques sur les Lépidoptères nuisibles. *C. R. Soc. Biolog.*, 7 décembre 1918; *id.*, 21 juin 1919; *id.*, 26 juillet 1919; *id.*, 27 décembre 1919.
1921. GAUTIER (Cl.) et RIEL (Ph.). — Complément de description et biologie d'*Apanteles rubecula* Marsh. parasite de *Pieris rapæ* L. *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 1921, pp. 143-147.
1908. GIARD (A.). — Deux plantes nourricières peu ordinaires pour la chenille de *Pieris brassicæ* L. *Feuille des J. Natur.*, 1908, p. 186.
1919. GIBSON (A.). — The green-house Leaf-Tyer (*Phlyctenia ferrugalis* Hbn.). *Agricult. Gaz. Canada.* Ottawa, VI, n° 7, july 1919.
1911. HOWARD et FISKE. — The importation into the United States of the Parasites of the Gipsy-Moth and the Brown-tail-Moth. *U.-S. Depart. of Agric. Bureau of Entomology Bulletin* n° 94, july 29, 1911.
1918. JEGEN. — Beiträge zur Kohlweisslings bekämpfung. *Landwirtschaftl. Jahrbuch d. Schweiz.* Berne, XXXII, n° 4, 1918, pp. 524-550.
1917. KUTIN (A.). — Die gelbeinige Schlupfwespe (*Microgaster glomeratus* L.) der Verderber des Kohlraupe, als indirekter Schädling des Weizens. *Zeitschr. für Pflanzkrankheiten.* Stuttgart, 15 janv. 1917.
1921. LICHTENSTEIN (J.). — Sur la biologie d'un Chalcidien. *C. Rendus Acad. Sciences*, octobre 1921, p. 733.
1907. MARCHAL (P.). — Sur le *Lygellus epilachnæ* Giard (parasitisme, erreur de l'instinct, évolution). *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 9 janvier 1907.
1907. MARTELLI (G.). — Contribuzioni alla Biologia della *Pieris brassicæ* L. et di alcuni suoi parassiti ed iperparassiti. *Bollet. di zool. gen. et agrar. Portici*, I, 1907, pp. 170-224.

1910. — Le *Pieris brassicae* L. e *rapae* L. parasite de *Capparis rupestris* Sm. *Memorie della classe di Scienze della R. Accademia degli Zelanti*. 3^e série, vol. VII.
1908. MASI (L.). — Contribuzioni alla conoscenza dei Calcididi italiani. *Annali della R. Scuol. sup. di Portici*, série II, vol. VIII.
1918. MORLEY (G.). — Parasites of the Hawthorn *Trichiosoma*. *Entomology Monthly magazine*. London, July 1918.
1918. PAILLOT (A.). — *Perezia Legeri* nov. sp., Microsporidie nouvelle, parasite des chenilles de *Pieris brassicae*. *C. R. Soc. Biol.*, 23 fév. 1918, p. 187.
1921. PICARD (F.). — Le déterminisme de la ponte chez un Hyménoptère térébrant, le *Pimpla instigator* L. *C. R. Acad. Sciences*, juin 1921.
1921. — Sur la biologie du *Tetrastichus rapo* Wlk. *Bullet. Soc. Entom. Fr.*, 27 juillet 1921.
1918. PICTET (A.). — Les migrations de la Piéride du chou en 1917 et leurs conséquences. *Archives des Sc. physiques et naturelles*. 4^e période, vol. 45, Genève, mai 1918.
1918. — Observations biologiques sur *Pieris brassicae* en 1917. *Bullet. de la Soc. lépidoptérologique de Genève*, vol. IV, fasc. 1, mai-juin 1918.
1910. RABAUD (Et.). — Notes biologiques sur *Monodontomerus dentipes* parasite de *Zygena occitanica*. *Bull. Soc. Entom. Fr.*, 9 février 1921.
1914. — Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. II. *Myelois cribrella*. *Bull. Scientif. Fr. et Belgique*, 7^e série, t. XLVIII, fasc. 2, 1914.
1736. RÉAUMUR. — Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, t. II, 1736.
1917. ROUBAUD (E.). — Observations biologiques sur *Nasonia brevicornis* Ashm. *Bull. Scientif. Fr. et Belgique*, t. L., fasc. 4, 1917.
1915. SCIARRA (G.). — Contribuzione alla conoscenza della *Carpocapsa pomonella* L. *Bollet. Zool. Agrar. R. Scuol. Sup. Portici*, X, 30 juin 1915.
1899. SEURAT (M.). — Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages. *Ann. Sc. naturelles*, 8^e série, 1899.
1913. SCHEVIREW (IV.). — Oviposition in Ichneumon Flies. *Journal. R. Micr. Soc. London*, pt 4 august 1913.
1913. — Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans le groupe des Ichneumonides. *C. R. Soc. Biol.*, (Réunion de St-Pétersbourg), Paris. Séance du 26 février 1913, p. 695 et p. 698.
1919. STEARNS (L. A.). — Some recently records parasites of the Oriental Peach-Moth. *Jrnl. Econ. Entomol. Concord (N. H.)*, XII, n^o 4, august 1919.
1921. TROUYELOT (B.). — Observations biologiques sur l'*Habrobracon Johanseni* Vier. *C. R. Soc. Biolog.*, 3 décembre 1921, p. 1022.
1918. WHITING (P. W.). — Sex determination and Biology of a Parasitic Wasp, *Habrobracon brevicornis* Wesm. *Biologic. Bulletin Marine biol. Labor. Woods Hole. Mass. Lancaster Pa*, XXXIV, n^o 4, april 1918.

L'ÉCLOSION DU

" CURTILLA GRYLLOTALPA " L.

(Orthopt. Gryllidæ)

Après les recherches d'HEYMONS (1893), de DE PEYERIMHOFF (1901) et de CAPPE DE BAILLON (1919 et 1920) sur l'organe utilisé par les larves d'Orthoptères pour rompre la coquille de l'œuf au moment de l'éclosion, il faut s'attendre à rencontrer, dans les groupes encore inexplorés, des appareils de rupture plus ou moins conformes aux types décrits.

A côté de l'intérêt que présente en elle-même, au double point de vue anatomique et physiologique, la question de l'appareil de rupture, il en est un autre d'une portée plus générale, suscité par l'étude comparée des divers groupes et des individus d'un même groupe. Quel est l'appareil de rupture propre à chaque groupe, et, dans un groupe déterminé, l'appareil est-il construit sur un type unique? Les recherches effectuées jusqu'ici ne permettent pas de donner une réponse définitive, elles sont rares et très incomplètes. Il est intéressant, malgré tout, de noter dès maintenant l'analogie qui rapproche *Psocides* et *Phasgonurides* et, d'autre part, la divergence qui sépare ces derniers des *Gryllides*, leurs plus proches voisins.

Chez le *Stenopsocus cruciatus* L., dit DE PEYERIMHOFF, l'organe « est constitué par une crête mince et dentelée qui occupe toute la partie médiane de la tête, depuis le sommet du front jusqu'à l'épistome » (*l. c.*, p. 149).

Chez les *Phasgonurides* (*Leptophyes punctatissima* Bosc., *Phanoptera quadripunctata* Br., *Meconema thalassina* DE GEER, *Anisoptera dorsale* LATR., *Conocephaloides nitidulus* Scop., *Pholidoptera griseoaptera* DE GEER, *Uromenus rugosicollis* Ramb.), l'appareil est également situé sur le front de la larve; « il se présente sous la forme d'une lame de longueur variable

s'étendant, à la façon d'une crête, du vertex à la base du labre » (CAPPE DE BAILLON, 1919, p. 1233).

L'appareil des *Gryllides* est, au contraire, d'un type tout à fait différent. CAPPE DE BAILLON l'a étudié chez l'*Acheta campestris* L., le *Gryllus domesticus* L., le *Gryllomorpha dalmatina* OCSK. et le *Gryllomorpha uclensis* PANT. ; il n'est plus situé sur le front, mais sur les bords du labre. La membrane ammiotique « revêt le labre d'une sorte de sac aplati dans le sens dorso-ventral et rendu partiellement rigide par suite de l'épaississement de ses parois latérales. La partie rigide constitue l'appareil de rupture. L'organe affecte la forme d'un U dont l'une des branches, et plus souvent les deux, sont garnies de dents robustes dirigées vers l'extérieur » (l. c., p. 1233-1234).

Le nombre des *Gryllides* étudiés est insuffisant pour permettre d'énoncer une loi générale sur l'appareil de rupture du groupe, d'autant plus que les espèces observées appartiennent à des sous-familles de *Gryllides* très voisines.

Impossible, cependant, de ne pas souligner à la fois et l'uniformité du type d'appareil et sa variété. Chez tous les *Gryllides* mentionnés, il a la forme d'un U et il est situé sur le labre ; mais tantôt une branche de l'U porte seule des dents, tantôt les deux. Bien plus, la physiologie de l'organe diffère d'un *Gryllide* à l'autre. S'il faut en croire CAPPE DE BAILLON, « seul le *Nemobius sylvestris* possède un organe fonctionnant comme un appareil de rupture proprement dit ; chez les autres, son rôle est secondaire dans le mécanisme de l'éclosion » (l. c., p. 1234).

Ces variations observées chez des genres voisins laissent entrevoir la possibilité de divergences plus grandes entre les appareils de genres éloignés. et il est permis de se demander ce que devient l'appareil dans les groupes extrêmes d'une même famille.

Voici une première réponse fournie par la sous-famille des *Curtillines* que certains auteurs considèrent non seulement comme un groupe extrême, mais même comme un groupe aberrant de la famille des *Gryllides* ⁽¹⁾. L'appareil de rupture du

(1) HANDLIRSCH (*Die Fossilen Insekten*, Leipzig, 1908), pour se conformer aux données de la paléontologie, va jusqu'à séparer les *Curtillines* des *Gryllides*. Il divise l'ordre des Orthoptères en deux sous-ordres : celui des Locustoides et

Curtilla gryllotalpa ⁽¹⁾ est situé sur le front de la larve, comme celui des *Phasgonurides*.

Il a la forme d'une mince lame, longue de 0,24 mm. et dressée dans le plan sagittal, perpendiculairement à la surface du chorion. Le bord de cette lame n'est pas, comme chez les *Phasgonurides*, denticulé, mais seulement sinueux.

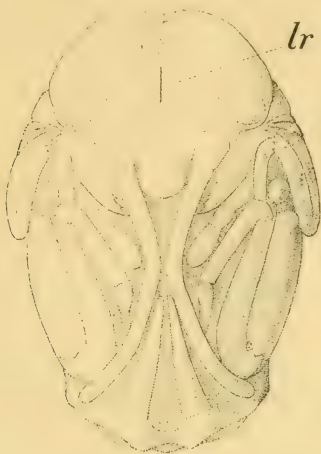


Fig. 1. — *Curtilla gryllotalpa* L. Larve au moment de l'éclosion; elle porte sur le front l'appareil de rupture *lr*.

Dans les coupes transversales, la lame prend la forme d'une dent aiguë, à base faiblement élargie, et reposant sur la membrane amniotique à peine épaissie. A l'opposé de celle des *Phasgonurides*, il semble bien qu'elle ne soit pas formée de deux lames accolées, mais d'une seule; car l'examen de la lame *in toto*, aussi bien que les coupes transversales, ne laissent voir ni feuilletts séparés, ni points de soudure entre les feuilletts.

Qu'il s'agisse là d'un appareil de rupture, il est légitime de

celui des Acridioides, et, parmi les Locustoides, il compte les Locustides, les Gryllides, les Gryllotalpides et les Tridactylides (D'après BERLESE, *Gli Insetti*, II, p. 204).

(1) Matériel obligeamment fourni par M. CUÉNOT, de la Faculté des Sciences de Nancy.

le conclure de toutes les observations faites par les auteurs désignés au début de cette note ; il faudrait, toutefois, pour l'affirmer, l'observation directe de l'éclosion et l'examen de la coquille après la sortie de la larve ; des observations ultérieures permettront de combler cette lacune.

Jusqu'à preuve du contraire, il est permis de considérer la lame que porte sur le front la larve du *Curtilla gryllotalpa*, comme un appareil de rupture. Cet appareil s'écarte notablement de celui des *Gryllides* et se rapproche, au contraire, nettement de celui des *Phasgonurides* par sa situation et par sa forme ; il présente cependant une structure plus simple chez les *Curtillines* que chez les *Phasgonurides*.

Lille, août 1920.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1919. CAPPE DE BAILLON (P.). — Sur l'existence, chez les Locustiens et les Grilloniens, d'un organe servant à la rupture du chorion au moment de l'éclosion. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVIII.
1920. CAPPE DE BAILLON (P.). — Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens. I. La ponte et l'éclosion chez les Locustiens. *La Cellule*, t. XXXI.
1893. HEYMONS (R.). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Monographisch bearbeitet. Jena.
1901. PEYERIMHOFF (P. DE). — Le mécanisme de l'éclosion chez les Psoques. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, t. LXX.
-

NOTE SUR

L'ÉCLOSION DES " TÉTRICINES "

(Orthopt. Locustidæ).

Les travaux d'HEYMONS (1893) sur les *Forficula*, de DE PEYERIMHOFF (1901) sur les Psoques, et, tout récemment, ceux de CAPPE DE BAILLON (1919, 1920) sur les Locustiens et les Grillo-niens, ont établi l'existence, chez ces Insectes, d'un organe destiné à faciliter à la jeune larve la rupture de la coquille de l'œuf au moment de l'éclosion.

La note présente apporte une contribution nouvelle à l'étude de l'appareil de rupture des Orthoptères; elle a pour objet le groupe des *Tétricines*.

Dans un mémoire très important, HANCOCK (1902) a déjà recueilli sur ces *Locustides* un bon nombre de faits se rapportant à l'éclosion; ce sont précisément les observations de l'auteur américain qui ont été l'occasion des recherches résumées ici.

Après avoir décrit, avec croquis à l'appui, la forme de l'œuf des *Tettigides* et signalé la pointe qui surmonte son extrémité supérieure, HANCOCK fait la remarque suivante : « The young larvæ emerge from the attenuated extremity, or anterior pole, the head being thus directed in the later embryological stages. It more often happens that *the egg splits lengthwise* during the escape of the larva » (p. 20). A la fin du mémoire, une note complémentaire porte ce titre : « Appearance of the eggshells demonstrating that the embryo breaks the shell *longitudinally* to escape » : en voici la substance : « On taking the empty eggs up (*Paratettix*) I found that the larvæ in escaping had burst the shell in most cases on two sides *longitudinally*, the pointed end of the eggs being directed upward » (p. 181).

HANCOCK mentionne, sans chercher à l'expliquer, le fait de la

déchirure longitudinale de la coquille de l'œuf. Il est clair, cependant, qu'un phénomène aussi constant suppose l'intervention d'une cause unique, agissant toujours de la même manière. Ou bien il existe dans la coquille une ligne de moindre résistance suivant laquelle s'effectue la déchirure, ou bien la larve possède un organe capable de provoquer la rupture de la coquille en un point quelconque de sa surface.

Les observations faites sur le *Tetrix Kiefferi* SAULCY donnent la valeur relative de ces deux hypothèses.

L'œuf du *T. Kiefferi*, de couleur jaunâtre, mesure 2,7 mm. de longueur sur 0,5 mm. de diamètre. Il est cylindrique, faiblement arqué; son extrémité inférieure est arrondie, son extrémité supérieure, effilée et terminée par une pointe grêle, non rigide.

Comme l'a observé HANCOCK, les œufs sont déposés verticalement dans le sol, la pointe en haut.

Le développement de l'embryon demande environ trente jours. A l'approche de l'éclosion, il est facile de distinguer, à travers la coquille distendue ⁽¹⁾, les contours de la jeune larve dont les yeux, fortement pigmentés, forment deux taches sombres immédiatement au-dessous de la pointe de l'œuf. Au bord concave de la coquille correspond la face ventrale de l'embryon ⁽²⁾. L'appareil micropylaire est situé, sur le bord convexe de l'œuf, à quelque distance de son extrémité inférieure ⁽³⁾.

(1) L'œuf, à ce stade, est notablement plus gros qu'au moment de la ponte; de 2,7 mm. sa longueur est passée à 2,9 mm. et son diamètre a atteint 0,9 mm. au lieu 0,7 de mm. Indépendamment de la transparence qu'acquiert l'œuf de presque tous les Insectes lorsqu'il est maintenu en milieu humide, l'œuf des *Locustides* présente, au moment de l'éclosion, une particularité qui facilite singulièrement le passage de la lumière à travers sa coquille. Celle-ci se dédouble, comme à l'ordinaire, en deux lames: une lame interne ou endochorion, transparente, molle, susceptible de se dilater, et une lame externe ou exochorion, de couleur sombre et inextensible. Au cours du développement de l'embryon, l'endochorion s'étire, se distend; l'exochorion, au contraire, se fragmente en plaques de dimensions variables qui parfois se détachent de la coquille et laissent à découvert l'endochorion parfaitement transparent.

(2) Les *Phasgonurides*, à l'exception des *Phanéroptérines*, offrent la disposition inverse.

(3) La structure de la coquille rend assez difficile l'étude de l'appareil micropylaire, surtout au moment de l'éclosion. Vu par la face extérieure, le chorion apparaît divisé en polygones réguliers, à contours parfois interrompus et à surface parsemée de points plus ou moins grossiers et disposés sans ordre; ces polygones sont les surfaces d'empreinte laissées par les cellules folliculaires qui ont sécrété la coquille. En prêtant attention, on découvre, dans la région dorsale

Pour se rendre compte s'il existe dans le chorion une région de moindre résistance, il est nécessaire de recourir aux coupes.

Les coupes transversales pratiquées dans l'œuf au niveau de la tête de l'embryon, à l'endroit où s'opère la rupture de la coquille, montrent un chorion de structure identique sur toute sa surface ⁽¹⁾.

Partout l'endochorion forme une couche uniforme, blanchâtre, finement granuleuse. Il est recouvert d'un exochorion de couleur fauve, morcelé en petites plaques creusées d'un grand nombre de cavités internes sans communication apparente avec l'extérieur. Un examen attentif montre que la paroi qui sépare les champs polygonaux est incomplète en plus d'un point, ce qui explique l'aspect discontinu présenté par les contours de chaque polygone dans la vue de face. Sur le plancher de l'alvéole, se dressent, tantôt verticalement, tantôt plus ou moins inclinés, de nombreux piliers de chorionine dont la projection donne l'explication des points grossiers signalés plus haut. Cloisons et piliers supportent une lame de chorionine formant plafond au-dessus de chaque alvéole, ce qui donne à l'ensemble l'aspect d'une galerie à multiples colonnettes entre lesquelles l'air peut circuler librement ⁽²⁾. La surface extérieure du chorion est perforée d'une multitude de petites cavités presque toutes obstruées par des concrétions calcaires ⁽³⁾; la présence de ces concrétions ne permet pas de découvrir l'ostiole

de l'œuf, certains polygones déformés par un étirement longitudinal et disposés en rosace autour d'un point central où se trouve un micropyle. L'orifice du micropyle donne accès dans un canal très court qui s'enfonce obliquement dans l'épaisseur du chorion pour venir déboucher, à l'intérieur de l'œuf, au sommet d'une petite élevure.

(1) La coupe transversale de l'aiguille qui surmonte le pôle céphalique de l'œuf permet d'assigner à cet appendice un rôle important dans les échanges gazeux qui doivent assurer la vie de l'embryon au cours de son développement. L'axe de l'aiguille est constitué par un prolongement de l'endochorion dont la section, en forme de croix, est poreuse au centre et dans l'épaisseur des quatre bras. La structure quadrangulaire de l'aiguille est masquée à l'extérieur par des alvéoles très profonds, creusés dans l'exochorion qui recouvre l'axe central; la section transversale de l'ensemble est cylindrique. Cet appendice est à rapprocher, tant pour sa structure que pour sa fonction probable, de celui qui surmonte l'œuf des *Mecopodines* et des *Gryllacrinæ* (CAPPE DE BAILLON, l. c., p. 103 et 119).

(2) Une disposition analogue, mais plus régulière, a été signalée chez le *Platystolus surcularius* (*Ephippigerinæ*).

(3) Traitée par l'acide sulfurique dilué, la coquille du *T. Kiefferi* donne lieu, après évaporation, à la formation de nombreuses aiguilles de gypse.

qui, dans les œufs de même structure, fait communiquer l'alvéole avec l'extérieur.

Si l'hypothèse d'une ligne de moindre résistance, préexistant dans le chorion, ne peut être acceptée pour expliquer la déchirure longitudinale de la coquille, il ne reste plus qu'à examiner s'il existe ou non, chez la larve prête à éclore, un organe adapté à cet effet. Si cet organe existe, on peut dès maintenant prévoir que son rôle sera singulièrement facilité par la présence, dans la coquille, de granulations calcaires, — dont l'abondance même rend le chorion très friable, — et par le morcellement de l'exochorion consécutif au développement de la larve.

L'étude de l'éclosion n'est pas sans difficultés. Placé dans un milieu trop humide, l'œuf crève en un point quelconque de sa surface, sans le concours de la larve ; en milieu sec, il perd ses propriétés optiques et ne se laisse plus traverser par la lumière.

Le mieux est de disposer les œufs, à découvert, à la surface d'un cristalliseur rempli de sable *légèrement* humide ; à défaut d'autre signe, le mouvement des yeux, — toujours visibles à travers la coquille, — avertira de l'imminence de l'éclosion.

Il est aisé de constater, dans ces conditions, que la tête sort la première de l'œuf et le front en avant. En examinant celui-ci de profil, on découvre, sur la ligne médio-frontale et dans le plan sagittal, une rangée de denticules, qui, selon toute vraisemblance, appartiennent à un appareil de rupture.

Le dépouillement de l'amnios, qui suit de près l'éclosion, permet de compléter ces données. Quand la dépouille franchit le vertex et commence à glisser sur le front de l'insecte, elle ne se plisse pas, mais descend tout d'une pièce jusqu'au niveau des mandibules ; preuve qu'elle est renforcée dans la région frontale, au moins sur la ligne médiane.

L'examen de la dépouille au microscope fait découvrir, au-dessus du labre, entre les gaines rembrunies des antennes, une lame de couleur grisâtre aux contours mal définis, qui porte en son milieu, disposées sur une seule ligne, dix à vingt denticules à pointe orientée vers le bas ; cette lame denticulée constitue l'appareil de rupture ⁽¹⁾.

(1) La moyenne est de dix dents ; mais il n'est pas rare de trouver, dans l'intervalle laissé entre les dents principales, des dents supplémentaires ou à peine ébauchées.

Dans les coupes transversales de la tête, la section de la lame prend la forme d'un croissant légèrement épaissi et muni, au centre, d'une épine courte et robuste dont la direction générale est perpendiculaire à la surface du chorion.

Ainsi qu'il a été dit plus haut, il est difficile de voir fonctionner l'appareil ; mais l'état de la coquille après l'éclosion ne laisse aucun doute sur l'efficacité de son action : toutes les coquilles sont fendues longitudinalement sur la face ventrale, dans la région supérieure et au niveau de la tête ; il n'en faut pas davantage pour conclure à la valeur fonctionnelle de l'organe de rupture.

La larve des *Tétricines* possède donc un organe destiné à lui faciliter la sortie de l'œuf au moment de l'éclosion. L'organe est construit sur le type de celui des *Phasgonurides* avec cette différence qu'au lieu d'être constitué par une lame dentelée continue, il ne comprend qu'une rangée de denticules insérées directement sur la membrane amniotique. Sa résistance, beaucoup plus faible que celle de l'organe des *Phasgonurides* est, par ailleurs, parfaitement proportionnée à la faiblesse de l'enveloppe de l'œuf, que le morcellement de l'exochorion et la présence d'un dépôt calcaire abondant rendent mince et friable. Des recherches ultérieures diront si cette conclusion doit être restreinte au groupe des *Tétricines* ou étendue à toute la famille des *Locustides*.

La Louvese, juillet 1920.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1919. CAPPE DE BAILLON (P.). — Sur l'existence, chez les Locustiens et les Grilloniens, d'un organe servant à la rupture du chorion au moment de l'éclosion. *C. R. Acad. Sc.*, t. CLXVIII.
1920. CAPPE DE BAILLON (P.). — Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grilloniens. I. La ponte et l'éclosion chez les Locustiens. *La Cellule*, t. XXI.
1902. HANCOCK (J.-L.). — The Tettigidae of North America. Chicago.
1895. HEYMONS (R.). — Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Monographisch bearbeitet. Iena.
1901. PEYERIMHOFF (P. DE). — Le mécanisme de l'éclosion chez les Psoques. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, t. LXX.

R. HOVASSE
Agrégé de l'Université,
Préparateur à la Sorbonne.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DES CHROMOSOMES

Variation du nombre
et régulation en parthénogénèse

(Avec 20 figures dans le texte et 2 planches)

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.	Pages 143
PREMIÈRE PARTIE.	
INTRODUCTION. — <i>Les chromosomes</i> . — Exposé historique des hypothèses auxquelles ils ont donné cours. Leur importance dans le monde biologique actuel	145
CHAPITRE PREMIER. — <i>Techniques</i> . — 1. Technique générale, préparations des objets d'étude. 2. Technique spéciale des numérations. Etude des mitoses. La numération chez les embryons parthénogénétiques. 3. Pratique de la Parthénogénèse par piqure.	151
SECONDE PARTIE. — LA VARIATION DU NOMBRE DES CHROMOSOMES.	
CHAPITRE II. — <i>La loi de constance du nombre et la Variation</i> . — 1. Historique. 2. La variation chez <i>Rana temporaria</i> . 3. La variation du nombre et son mécanisme présumé. Fusions et ruptures de chromosomes	161
TROISIÈME PARTIE. — LA RÉGULATION DU NOMBRE DES CHROMOSOMES.	
CHAPITRE III. — <i>Le nombre des chromosomes chez les individus parthénogénétiques</i> . — 1. Parthénogénèse naturelle. 2. Parthénogénèse expérimentale. Cas de Poursin. Cas de la grenouille. Recherches personnelles.	171
CHAPITRE IV. — <i>La régulation du nombre des chromosomes</i> . — 1. Ses caractères. 2. Époque à laquelle elle se produit. Mortalité des embryons parthénogénétiques. 3. Régulations anormales.	183

CHAPITRE V. — <i>Le mécanisme régulateur (première partie).</i> —	
1. Historique. Cas de l'oursin. Cas de la grenouille. 2. Le matériel étranger	191

CHAPITRE VI. — <i>Le mécanisme régulateur (deuxième partie).</i> —	
1. L'augmentation de la chromatine nucléaire dans les noyaux haploïdes. Noyaux géants et division anaphasique. La télophase dans les mitoses de segmentation. 2. Possibilités physico-chimiques de l'augmentation. Les réserves de chromatine de l'œuf. Solubilité de la chromatine dans le cytoplasme. La chromatine cytoplasmique ou cytochromatine. L'équilibre cytochromatine-caryochromatine. 3. Relations entre l'augmentation de la chromatine et celle du nombre. La division longitudinale normale et le nombre. 4. La division anaphasique et la régulation. Les régulations anormales et l'absence de régulation	201

QUATRIÈME PARTIE. — RÉGULATION ET VARIATION DU NOMBRE DES CHROMOSOMES.

CHAPITRE VII. — <i>L'équilibre des chromatines, mécanisme régulateur du nombre.</i> — 1. L'équilibre cyto-caryochromatine et la variation du nombre. 2. Signification du déséquilibre initial, cause de la régulation.	219
--	-----

CHAPITRE VIII. — <i>Conclusions.</i> — Régulation, variation et individualité des chromosomes	223
---	-----

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS.	225
-------------------------------	-----

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	226
---------------------------------	-----

EXPLICATION DES PLANCHES.	
---------------------------	--

AVANT-PROPOS

Les résultats très importants auxquels sont arrivés les recherches de Parthénogénèse expérimentale depuis le début du siècle, et surtout dans les dernières années qui ont précédé la guerre, ont ouvert au chercheur une voie nouvelle.

Elève de M. BATAILLON, témoin de ses recherches pendant trois ans, initié par lui à la pratique de sa méthode, nous étions mieux placés que quiconque pour nous y engager. Mis au courant des techniques cytologiques par un petit travail sur la maturation de l'œuf de Grenouille, nous avons été amenés à orienter nos recherches sur le même matériel, du côté cytologique. Nous nous sommes laissé guider là par M. CAULLERY, et tout de suite, nous avons laissé de côté la parthénogénèse proprement dite pour ne la considérer, que comme une Expérience qui place dans des conditions particulières ces éléments nucléaires si spéciaux, si énigmatiques même, que sont les chromosomes.

A ces deux Maîtres va toute notre gratitude, au premier, parce que, tout en nous initiant, il a su nous communiquer un peu de sa passion pour les recherches de laboratoire ; au second, parce qu'il nous a indiqué le point précis à étudier, et surtout parce qu'il nous a fait connaître l'œuvre de PAOLO DELLA VALLE, œuvre qui a été pour nous rien moins qu'une révélation. Nous avons été séduit par l'effort qu'y fait l'auteur — que cette guerre meurtrière ne nous a malheureusement pas permis de connaître — pour donner des phénomènes cytologiques une véritable explication scientifique. Avec lui, nous avons essayé de rompre avec les faciles explications anthropomorphiques ou finalistes, qui, impressionnent l'imagination, mais ne satisfont pas la raison.

C'est là aussi une voie nouvelle, mais difficile, parce qu'elle chemine aux confins de la Biologie et de la Chimie Physique, où elle commence seulement à être tracée. Mais croyons-nous,

elle a cet avantage immense de ne pas avoir de bornes à l'horizon.

La première partie de ce travail a été entreprise à l'aide d'une bourse Commercey, qu'il nous soit permis de rendre hommage à la mémoire de F. HOESSAY, à ce moment Doyen de la Faculté des Sciences, qui nous l'a fait obtenir, et a eu l'amabilité de nous accueillir dans son laboratoire de l'Ecole Normale Supérieure.

Nos plus sincères remerciements vont à M. PRUVOT, qui nous a fait l'honneur d'accepter la Présidence de notre thèse, enfin à MM. CAULLERY, PÉREZ et RABAUD, qui ont bien voulu accepter notre travail dans le *Bulletin biologique*.

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

Les chromosomes. Exposé historique des hypothèses auxquelles ils ont donné cours. Leur importance dans le monde biologique actuel.

Quels que soient les agents fixateurs qu'il emploie, la technique de coloration qu'il suive, le cytologiste met presque toujours en évidence dans les cellules en cours de division des éléments de forme variable : bâtonnets droits ou diversement contournés, granules qui se caractérisent en fixant énergiquement les matières colorantes dites basiques telles que le carmin, l'hématoxyline, ou le vert de méthyle. Etudiant une série de stades de division cellulaire, il constate que ces éléments particulièrement colorables, ces *chromosomes*, ainsi qu'il les nomme, par le mécanisme compliqué de la mitose, se séparent chacun en deux moitiés et que chacune de celles-ci passe dans une des cellules filles.

Si un doute lui est venu touchant la réalité objective de ces formations dans les cellules vivantes, ce doute disparaît aisément : des cellules aussi transparentes que les globules sanguins du Triton, étudiées sur le vif lui permettent de suivre les chromosomes dans toutes les phases de la division. Photographiant une cellule vivante en mitose, à l'aide de lumière ultra-violette, il retrouve d'ailleurs sur sa plaque les éléments que lui montraient ses préparations fixées et colorées.

Que notre cytologiste soit enfin doublé d'un chimiste, et qu'il arrive à trouver dans la chromatine, substance même des chromosomes, une proportion inusitée de Phosphore, qu'il obtienne par leur désintégration moléculaire des produits aussi spéciaux que les bases puriques et pyrimidiques, il n'en faudra pas plus pour qu'il se laisse influencer par tout cet ensemble de faits. Il

considérera les chromosomes comme éléments particuliers et sera prêt, un peu de finalisme aidant, à les tenir comme susceptibles de jouer un rôle privilégié dans la physiologie cellulaire. Aussi n'y a-t-il pas lieu de s'étonner du grand nombre des chercheurs qui s'en sont occupés, pas plus que des résultats auxquels est parvenue aujourd'hui leur étude, résultats souvent élevés à la dignité de lois, et sur l'acquisition desquels on nous permettra de revenir brièvement ⁽¹⁾.

Dès 1881, FLEMMING compte les chromosomes dans les mitoses épidermiques de la Salamandre, et en trouve 24 avec certitude dans 23 figures différentes. RABL confirme ses observations qu'appuie également le botaniste STRASSBURGER. Tous trois en arrivent ainsi à admettre avec plus ou moins de réserves la constance du nombre des chromosomes dans chacun des objets étudiés. Il faut aller cependant jusqu'en 1890 pour que BOVERI généralise leurs résultats sous forme d'une loi qu'il formule ainsi : « Pour chaque espèce, le nombre des chromosomes est *constant*, c'est-à-dire que dans les figures mitotiques de cellules homologues, *il s'en trouve toujours le même nombre* ».

VAN BENEDEN publiant en 1883 un travail d'ensemble sur la maturation de l'œuf et la fécondation de l'*Ascaris megalocephala*, constate le premier que les deux pronucléi, mâle et femelle, apportent à l'œuf la même quantité de chromosomes. C'est le point de départ d'une série d'hypothèses, émises presque simultanément par ROUX, KOELLIKER, HERTWIG, et surtout WEISSMANN, faisant de la chromatine la *substance héréditaire*.

VAN BENEDEN dans le même travail remarque que les chromosomes de la première division de l'œuf dérivent immédiatement de ceux des pronucléi ; d'emblée il généralise, admet qu'il en est de même dans chaque cellule du corps. Dans tout noyau, une moitié des chromosomes provient des éléments apportés par le spermatozoïde et est ainsi d'origine purement paternelle, tandis que l'autre moitié est strictement maternelle, dérivant des éléments de l'ovotide. Cette idée de la continuité

⁽¹⁾ Le résumé historique que nous faisons ici a été réduit à l'indispensable de même les références bibliographiques qui s'y rapportent. Le lecteur désireux de faire plus ample connaissance avec la question pourra se reporter à PICK (1906) où il trouvera une abondante bibliographie, ou aux petits ouvrages de CAULLERY (1913) ou de BRACHET (1945).

des chromatines paternelles et maternelles se trouve complétée par une hypothèse de RAHL (1885). Comparant l'un à l'autre un noyau en prophase et un noyau en anaphase, il est frappé de l'analogie de la disposition des chromosomes dans ces deux cas, et il en conclut à la *persistance des chromosomes dans le noyau au repos*.

C'est alors que BOVERI, à la suite de longues et minutieuses recherches sur de nombreux matériaux, encadre ses résultats personnels et ceux de ses devanciers par une hypothèse beaucoup plus générale, qu'il s'efforce de transformer en loi : « *Les éléments chromatiques sont des individus véritables conservant même cette Individualité dans le noyau au repos* ».

L'ensemble de tous ces résultats : *Constance du nombre, Valeur héréditaire de la chromatine, Persistance des chromosomes dans le noyau au repos*, et surtout *Individualité des chromosomes*; toutes les controverses auxquelles ils ont donné lieu, ont attiré sur les segments chromatiques l'attention d'un nombre toujours plus grand de chercheurs, si bien qu'à l'heure actuelle il est bien peu d'espèces animales ou végétales dont la forme et le nombre des éléments chromatiques n'aient été étudiés.

Tout ceci n'a pas manqué de porter des fruits. Les glandes génitales des Insectes à la suite des travaux d'HENKING (1891) et de nombreux autres par la suite, ont montré qu'il existe dans beaucoup d'espèces, et principalement chez les Orthoptères, Hémiptères et Coléoptères, un nombre de chromosomes différent chez le mâle et chez la femelle. Différence qui tient le plus souvent à l'existence d'un ou plusieurs éléments surnuméraires, semblant caractériser l'un des sexes. Un grand nombre de biologistes ont été ainsi amenés à donner à ces éléments spéciaux la valeur de *déterminants sexuels*. Devant les difficultés que soulève une pareille hypothèse, le prudent cytologiste qu'est WILSON sans regarder comme tels les chromosomes surnuméraires les considère « comme un anneau dans une chaîne de facteurs, grâce auxquels le sexe est déterminé ». L'importance de cet anneau que les réactifs colorants rendent perceptible à nos sens apparaît comme très grande pour tous les biologistes qui s'intéressent au problème ardu de la Sexualité; c'est même la première fois qu'il apparaît dans ce domaine

un fait d'une clarté aussi saisissante, comme le fait remarquer BRACHET (1916).

L'impression produite par cette découverte a été d'autant plus considérable qu'elle a été regardée comme une démonstration d'hypothèses formulées sur l'hérédité à la suite de la redécouverte faite en 1900 de lois de l'hybridation dues une trentaine d'années auparavant au moine Autrichien MENDEL.

Voici brièvement en quoi consistent ces lois. Soient deux variétés d'une même espèce de Pois, différant l'une de l'autre par un *caractère* tel que la couleur des fleurs, ici rouge, là blanche. Effectuons le croisement de ces pois. Nous obtenons une première génération dite *hybride*, dans laquelle tous les individus se ressemblent (fleurs rouges dans le cas particulier). Croisons à nouveau entre eux ces hybrides. La nouvelle génération nous fournit trois sortes d'individus, en proportion rigoureusement définie : $1/4$ du type paternel, $1/4$ du type maternel, ces deux portions étant *pures*, c'est-à-dire redonnant par la suite constamment leur variété, sans modifications. Le reste est du type hybride, et redonne, à la génération suivante la même descendance en trois portions dissemblables (¹). Tout se passe comme si les caractères des parents restaient unis dans les cellules des hybrides pour se disjoindre ensuite au moment de la formation des gamètes, chacun de ceux-ci ne renfermant qu'un seul caractère, étant pur, suivant le langage de MENDEL. Du croisement de ces gamètes résultera une répartition des produits de seconde génération selon les proportions indiquées plus haut.

Si l'on compare maintenant le comportement des caractères, à ce que l'on sait de celui des chromosomes au cours des divisions dites de Maturation sexuelle, on ne peut manquer d'être frappé de l'analogie qui existe là ; l'hypothèse des *Unités représentatives*, telle qu'elle a été formulée par SUTTON (1902) apparaît comme toute naturelle.

Reprenons le cas précédent en faisant cette supposition qu'un individu-chromosome existant dans les éléments sexuels de chaque parent avant le premier croisement, représente le

(¹) Les résultats expérimentaux sont moins simples, par suite de l'analogie d'aspect que présentent généralement les hybrides avec l'un des deux parents suivant qu'il y a *dominance* mâle ou femelle.

caractère origine de la différence d'aspect entre le père et la mère. Appelons P et M ces éléments, et qualifions les d'*homologues*. La fécondation faite, la segmentation répartit dans toutes les cellules de chaque hybride, à la fois P et M . Dans les glandes génitales, au moment où se prépare la réduction numérique, admettons, avec la majorité des cytologistes, que les éléments homologues P et M s'accolent longitudinalement au stade *synapsis*, pour former le couple PM . Sur le fuseau de la première division de maturation le couple se dissocie en ses éléments : P et M passent chacun à un pôle du fuseau. On obtient donc deux cellules dissemblables. La seconde division de maturation ne fait que doubler leur nombre en respectant cette dissemblance. On obtient en fin de compte deux groupes de deux éléments renfermant l'un P et l'autre M . Du croisement de ces deux variétés de gamètes d'un sexe avec d'autres également dissemblables, résultent trois combinaisons possibles, que l'on peut représenter comme le produit algébrique : $PM \cdot PM = PP + 2PM + MM$. Soit donc une moitié du type PM hybride, et $1/4$ de chaque type pur P ou M .

Nous retrouvons donc ainsi le résultat obtenu plus haut expérimentalement.

La grande simplicité de cette hypothèse, le fait qu'elle a permis de rendre compte même de certaines anomalies de croisement, lui ont conquis une grande faveur, qui a rejailli sur l'hypothèse de l'Individualité. Une école de biologistes américains a même tenté durant ces dernières années d'en élargir encore le cadre. MORGAN, poursuivant des recherches extrêmement poussées dans le domaine de l'hérédité sur la mouche du vinaigre, *Drosophila ampelophila*, parvient à interpréter tous ses résultats expérimentaux par des considérations sur les chromosomes de l'animal. Ceux-ci sont au nombre de 4 paires de tailles très différentes. Il répartit les caractères héréditaires très nombreux de cette mouche en 4 groupes dont l'importance variée paraît proportionnelle à la masse relative de chaque paire d'éléments. Bien plus, à l'aide d'une méthode compliquée, appuyée sur d'autres hypothèses accessoires, les auteurs américains sont arrivés à dresser des sortes de plans des chromosomes où chaque caractère a sa place marquée.

C'est là le point culminant de l'échafaudage bâti sur les chro-

mosomes, échafaudage d'une importance théorique considérable. Cependant la construction, quand on l'étudie de près, paraît encore bien problématique : les hypothèses y chevauchent nombreuses, appuyées les unes sur les autres, paraissant se démontrer mutuellement, le support commun à toutes étant l'hypothèse de BOVERI, l'Individualité des éléments chromatiques.

De nombreux auteurs ont déjà fait ressortir la faiblesse de l'édifice, en en critiquant presque chaque pierre. Sans vouloir citer toutes leurs critiques, ce qui dépasse singulièrement le cadre de cette étude, nous nous bornerons à parler de celles ayant trait aux deux hypothèses sur lesquelles nos recherches personnelles nous permettent de formuler une opinion. Une étude du nombre de chromosomes dans les cellules d'individus normaux de Grenouille rousse, *Rana temporaria* (L.) nous mènera à discuter la valeur de la loi de Constance du nombre, tandis que l'observation du comportement des chromosomes chez les embryons parthénogénétiques du même animal, nous permettra d'aborder l'hypothèse de l'Individualité.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE GÉNÉRALE ET SPECIALE DES NUMÉRATIONS DE CHROMOSOMES. PRATIQUE DE LA PARTHÉNOGÉNÈSE PAR PIQURE

Le dénombrement des chromosomes dans une cellule en division est toujours une opération longue et délicate, n'aboutissant à une certitude que dans une minorité de cas. Avant de l'entreprendre l'observateur doit s'assurer qu'il opère dans les meilleures conditions possibles, tant pour ce qui concerne les objets étudiés que pour les moyens d'observation dont il dispose. L'opération une fois entreprise, pendant toute sa durée, il lui faut enfin se tenir en garde contre lui-même, afin de rendre aussi négligeable que possible ce facteur subjectif que les astronomes et physiciens qualifient d'équation personnelle.

1. Technique générale, préparation des objets d'étude.

A. *Fixation*. — Nous avons utilisé trois fixateurs principaux. Le liquide de FLEMMING, solution forte, nous a rendu de bons services pour la fixation des embryons avancés et celle des larves. Utilisé également pour les œufs vierges ou au début de la segmentation, il produit d'excellentes fixations de la couche corticale, mais ne pénètre jamais au centre de l'œuf.

Le fixateur chromo-acétique, préconisé par BATAILLON convient à merveille pour le travail courant : il pénètre parfaitement tous les œufs, et si les éléments chromatiques ne sont pas toujours aussi nettement distincts qu'avec le précédent, il a au moins le mérite de permettre presque toujours l'obtention de coupes en série parfaites, ce qui est indispensable, au moins pour l'étude des premiers stades de la segmentation.

De bons résultats ont été obtenus également par l'emploi du liquide de GILSON, pour ce qui concerne les œufs non mûrs, non pourvus encore de leur gangue mucilagineuse. Il fixe moins bien toutefois que le liquide de FLEMING.

Après chacun de ces fixateurs, et principalement après les deux premiers, un lavage très soigné est indispensable, sous peine de voir ultérieurement les coupes s'effriter sur le rasoir.

B. Inclusion. — L'inclusion n'est nécessaire que pour les embryons entiers ou les œufs. Chez les têtards et les adultes, il est souvent préférable d'étudier des membranes minces, telles que l'épiderme ou le péritoine étalées simplement sur lame, ou entre lamelles, aussitôt après lavage. L'inclusion des embryons se fait selon les procédés habituels. Celle des œufs exige quelques précautions indispensables. La déshydratation ne doit pas dépasser 10 minutes. Le milieu de transition à employer ensuite est le toluène. Il faut éviter le xylol après lequel il devient difficile d'obtenir de bonnes coupes. On y laisse les œufs de 8 à 10 minutes en changeant le liquide au moins une fois. Le bain de paraffine maintenu à 50° ne doit pas non plus dépasser la même durée. Il est inutile de changer de bain. On oriente ensuite rapidement les œufs suivant le résultat désiré. Il ne reste plus qu'à refroidir brusquement les blocs.

Les coupes sont faites à 5, rarement à 3 μ . Il arrive fréquemment que les rubans de coupe s'électrisent sur le rasoir ce qui risque de les faire perdre. On remédie à cet inconvénient en les recevant contre le tranchant même du rasoir avec une bande de papier, ou bien en coupant les blocs dans une salle dont l'air est très chargé d'humidité, et sans doute rendu ainsi conducteur.

Jamais il ne nous a été nécessaire de collodionner nos coupes une à une sur le rasoir, par contre, chaque fois qu'une série montre, une fois collée sur lame par un des procédés courants (albumine ou gélatine), des œufs brisés ou fendillés, nous la collodions avant la coloration. On évite ainsi la perte de petits fragments d'œufs, qui, mal étalés, n'adhèrent pas à la lame et s'en iraient au premier lavage. Si la solution de collodion est suffisamment étendue, la mince pellicule qui en résulte ne gêne aucunement pendant les traitements ultérieurs.

C. *Coloration*. — L'hématoxyline de HEIDENHAIN, employée après la liqueur de GILSON est très utile pour les ovocytes possédant encore leur vésicule germinative. Elle devient mal utilisable par la suite du développement de l'œuf, la teinte qu'elle confère au vitellus étant la même que celle des éléments chromatiques.

Après les fixateurs chromiques, il est cependant préférable d'utiliser les couleurs d'aniline. La Safranine associée au Vert lumière (Lichtgrün) suivant la méthode de BENDA donne les colorations les plus pratiques. Elle permet de distinguer très facilement les chromosomes des plaquettes vitellines, la teinte qu'elle donne à celles-ci étant beaucoup plus pâle. Le violet de Gentiane associé à l'éosine ou à l'orange nous a rendu aussi de bons services pour la coloration des membranes, après étalement.

2. Technique spéciale des numérations

Les préparations une fois obtenues, bien fixées et clairement colorées, il s'agit d'effectuer le dénombrement des chromosomes.

A. *Choix des mitoses*. — Le cas le plus simple est celui des membranes étalées : à l'aide d'un objectif faible, les mitoses sont repérées. On en fait d'abord un premier tri, simplement en considérant leur taille. Ne peuvent être utilisées pratiquement que celles dont le fuseau achromatique dépasse une quinzaine de μ , de longueur. En dessous de ce chiffre, le tassement des chromosomes est généralement tel qu'il est souvent impossible, même après une bonne fixation d'en donner un nombre approximatif. C'est pourquoi l'épiderme des larves, ou le péritoine constituent un bon matériel d'étude, leurs mitoses étant d'assez forte taille. Les autres cinèses somatiques — érythrocytes exceptés — sont généralement trop petites.

La forme des segments a une importance beaucoup plus grande. Elle doit être aussi peu compliquée que possible, sinon, même avec de grosses mitoses, la numération devient incertaine. C'est ainsi qu'il est toujours difficile, parfois impossible de décider, en présence d'un élément en forme de chiffre 3,

si l'on a affaire à un seul élément contourné, ou bien à deux anses en V accolées par une de leurs branches. A plus forte raison si les segments chromatiques sont tordus ou retordus plusieurs fois.

Le critérium de la forme va nous guider dans le choix de la période mitotique la plus favorable à l'étude. Pendant la prophase, les chromosomes sont très tordus, et même dans les figures très grosses, on s'expose de ce fait à ne pouvoir arriver qu'à un chiffre incertain. A mesure que l'on se rapproche de la métaphase, la torsion devient de moins en moins gênante, les segments prennent une forme massive et régulière. C'est le moment propice aux numérations, car bientôt survient la division longitudinale, et souvent les moitiés des chromosomes se séparent plus ou moins, rendant à nouveau le résultat incertain. Parfois la division longitudinale ne se constate que tardivement et la plaque équatoriale, surtout s'il est possible de la voir en projection horizontale, permet une numération relativement facile. Les anaphases en vue polaire sont utilisables également, mais seulement quand les couronnes filles sont encore au début du retour polaire. Par la suite elles se tassent et les éléments deviennent indistincts.

L'opération se complique quand on opère sur coupes, la certitude devient tout de suite plus faible, sauf quand le plan équatorial des mitoses étudiées se trouve coïncider avec le plan de la préparation, et qu'il n'y a de segments chromatiques que sur une seule coupe. Par contre cette méthode permet seule d'étudier les mitoses de maturation de l'œuf. Celles-ci, en raison de leur taille considérable, du nombre peu élevé des chromosomes, dont la forme est d'ailleurs massive, constituent un matériel de choix pour les numérations, bien qu'elles exigent ultérieurement un travail supplémentaire de reconstitution.

B. *Etude des mitoses*. — La division favorable une fois repérée, il faut l'étudier, et à cet effet disposer d'un excellent système optique, puissamment éclairé. Nous avons utilisé trois objectifs différents, deux Apochromats de ZEISS (1 mm. 3 et 2 mm., ce dernier d'ouv. num. = 1,40)⁽¹⁾ et un Achromatique puissant de

(1) Pour obtenir de ce dernier objectif son maximum de rendement, rappelons qu'il faut l'employer avec un condenseur d'ouverture numérique de 1,40, et en

STIASSNIE (1/18, ouv. num. 1,30). Ce dernier objectif, malgré une correction moins parfaite, nous a été très utile en raison du peu de profondeur de son champ, permettant ainsi facilement de distinguer des objets non exactement sur le même plan. L'usage de l'éclairage oblique et de lumière monochromatique, bleue ou verte, nous a été d'un grand secours.

A l'aide d'un appareil à dessiner, la mitose est mise en place sur le papier. On passe ensuite à l'étude de chaque chromosome en particulier, *sans jamais s'inquiéter du nombre total avant que ce travail ne soit parfaitement terminé*. Sinon, il est très difficile de ne pas se laisser guider, dans les cas difficiles, par une idée préconçue. DELLA VALLE qui a, lui aussi, été gêné par cette difficulté d'ordre subjectif, recommande de dessiner la même figure deux ou trois fois de suite, à intervalles d'au moins un mois et de confronter ensuite les dessins obtenus. Le procédé est excellent, il mène à la certitude dans les cas faciles à interpréter, mais là où existe une difficulté, elle subsiste identique, même après trois études successives. Il est donc indispensable d'éliminer les divisions où existe une difficulté d'interprétation.

Suivons maintenant à titre d'exemple, les opérations qu'exige une numération dans le cas moyennement compliqué offert par une figure d'émission de globules polaires. La mitose dont il s'agit dessine un ellipsoïde de révolution autour d'un grand axe d'une quarantaine de μ , le petit axe approchant de 20 microns. Les coupes suivant la longueur du fuseau sont généralement au nombre de trois ou quatre.

L'émission polaire une fois repérée, on vérifie que la série est complète. En même temps, afin de pouvoir effectuer plus tard une reconstitution, on détermine l'ordre de superposition des coupes. On arrive à savoir ainsi que, à une coupe donnée, celle qui succède sur la lame en allant vers la droite, était dans l'œuf placée par-dessus ou par-dessous.

Ceci fait on dessine chaque coupe ainsi qu'il a été dit, en se bornant à tracer les contours des éléments chromatiques, du fuseau, et de l'extérieur de l'œuf. Puis par de légers déplacements de la vis micrométrique, on cherche quels sont les élé-

interposant une goutte d'huile de cèdre entre la lentille supérieure de celui-ci et la préparation.

ments qui affleurent les plans de coupe. On les ombre alors, différemment suivant qu'ils sont en haut ou en bas de la coupe. Ce travail fait, pour chaque coupe, on compare les dessins deux à deux et on étudie les correspondances. Comme la forme des éléments y est régulière et massive, ce travail est relativement facile. Le tout une fois terminé, et alors seulement on effectue le dénombrement. Un doute peut subsister sur un ou plusieurs éléments. On détermine alors deux nombres possibles, l'un maximum, l'autre minimum.

Dans ces mêmes divisions polaires le travail peut être sim-



Fig. I. — Vue polaire d'une couronne anaphasique de la première émission polaire.



Fig. II. — Anaphase de première émission polaire. Une seule coupe est figurée. Remarquer la correspondance des chromosomes deux à deux de couronne à couronne.

plifié, si la coupe est normale au fuseau et qu'il n'y a de segments chromatiques que sur une coupe (fig. I). Si l'on a affaire à des anaphases, on effectue à la fois la numération sur les deux couronnes filles, et l'on a ainsi une vérification particulièrement facile, quand au début de l'anaphase, les deux séries de chromosomes se correspondent parfaitement d'une couronne à l'autre, même à la division I (*contra* DEHORNE) (fig. II).

La numération chez les œufs parthénogénétiques. — Dans les cas que nous venons d'envisager, nous avons cherché seule-

ment à obtenir le maximum de certitude dans nos numérations, quitte à laisser de côté les figures qui ne nous paraissent pas assez nettes. Le problème qui se pose à propos des embryons parthénogénétiques est un peu différent. Étant donné un embryon, il s'agit de savoir quel est le nombre de ses chromosomes, quelles que soient les mitoses auxquelles on a affaire. Dans ces conditions, il est impossible le plus souvent d'obtenir autre chose qu'une approximation. On cherche à déterminer avec la plus grande sûreté possible le nombre minimum et le

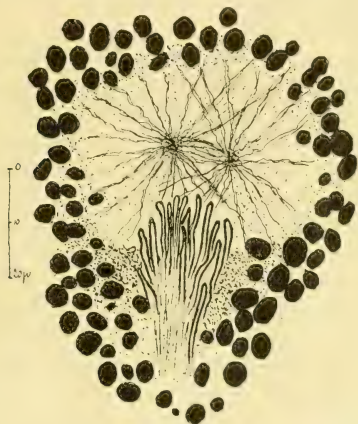


Fig. III. — Bouquet anaphasique dans une blastula parthénogénétique.
Une seule coupe dessinée (sur deux).

nombre maximum. Si l'erreur relative dépasse $1/3$, on ne tient pas compte de sa numération, quitte à ne pouvoir utiliser l'embryon en question.

La valeur des résultats varie d'ailleurs beaucoup pendant le cours du développement. Chez le tout jeune embryon, où les fuseaux de division sont très longs, les chromosomes sont toujours fins et contournés. Il est impossible de tirer parti des métaphases, même en vues polaires. Un seul stade permet la numération, c'est l'anaphase (fig. III). Au moment du retour polaire, les anses chromatiques très allongées se trouvent ser-

rées du côté de l'équateur par le retour des enclaves vitellines sur l'ancien territoire du fuseau. Au contraire les sphères attractives devenues très larges, se vacuolisant complètement sous l'action des fixateurs, semblent constituer une zone déprimée où les anses s'épanouissent comme un bouquet. On peut en dénombrer alors facilement les éléments sur les coupes bien parallèles à l'axe du fuseau. Il y a cependant toujours une erreur, car presque jamais nous n'avons obtenu le même nombre sur les deux couronnes filles ⁽¹⁾.

A partir de la gastrula, les chromosomes redeviennent massifs, au moins à la métaphase, et la valeur des résultats redevient très bonne.

D. *Utilisation de la relation nucléo-plasmatique et des autres relations nucléaires.* — On sait en quoi consiste la relation nucléoplasmatique (K/P relation) : à un noyau de taille déterminée correspond un territoire cytoplasmique également déterminé. D'autre part BOYER (1904) a montré que la surface du noyau de l'oursin est proportionnelle au nombre de chromosomes qu'il renferme. Chez les Batraciens, G. HERTWIG (1913) admet que c'est plutôt avec le volume qu'a lieu la proportionnalité. Il est donc possible, par une simple mesure du diamètre d'un noyau, ou même d'une cellule, de connaître approximativement le nombre de segments chromatiques qu'il renferme. La méthode est pratiquement très utile, mais seulement pour des embryons avancés en âge. Plus tôt dans le développement, elle est absolument incertaine, et même dangereuse. Néanmoins, elle rend de grands services, principalement quand on dispose d'embryons témoins normalement fécondés, avec lesquels on peut effectuer une comparaison.

3. Pratique de la parthénogénèse par piqure

Les écrits de BATAILLOX, de HERLAÏT, l'ouvrage de DELAGE et GOLDSCHMIDT, ont contribué à vulgariser ce procédé. Nous avons appliqué la technique même de BATAILLOX, telle qu'il nous l'a apprise lui-même. Nous en avons seulement modifié un détail

⁽¹⁾ Au point que nous en venons à douter de la régularité du partage des anses filles, au moins au début de la segmentation.

en rapport avec nos besoins. Il nous fallait le plus grand nombre de segmentations possibles. BATAILLON arrive à ce résultat par ses œufs « au cyanure », obtenus de la façon suivante.

Les œufs pris dans l'utérus sont plongés dans une solution de cyanure de potassium à 0,8 0/0 ; on les y soumet pendant trois heures à un secouage modéré et ininterrompu. Leur gangue se dissout. Ils sont ensuite lavés dans l'eau physiologique, on les y conserve. Puis après les avoir souillés de sang on les pique. Plus des deux tiers se segmentent.

En raison de la fragilité des œufs nus, ce procédé ne nous a pas donné de très bons résultats, la mortalité des larves, déjà très élevée après le procédé ordinaire est accrue par celui-ci. Nous avons cherché alors à améliorer la technique des inoculations, sur les œufs munis encore de leur gangue. La coagulation du sang nous a paru responsable du petit nombre des développements obtenus en badigeonnant simplement les œufs avec le sang recueilli à une plaie. Nous avons cherché à rendre le sang incoagulable. Le procédé qui nous a donné les meilleurs résultats s'est trouvé être celui de DELEZENNE. A l'aide d'une fine canule de verre on pique un arc aortique de grenouille, puis on enfonce la canule dans le vaisseau d'environ un centimètre en amont de la plaie. La première goutte de sang qui s'écoule est rejetée, le reste est incoagulable. On laisse déposer des globules, on enlève le plasma, et avant de piquer chaque œuf on trempe la pointe du stylet dans l'amas de globules. Nous arrivons ainsi à inoculer plus d'œufs qu'avec la méthode du cyanure ; le seul inconvénient du procédé est qu'il augmente la proportion des clivages en trois ⁽¹⁾.

Le sang de tortue donne aussi de bons résultats, mais il est d'un maniement plus difficile, se coagulant plus facilement. La pulpe de rate de Cobaye, que BATAILLON préconise, ne nous a pas semblé préférable au sang. On observe du reste de grosses différences dans les résultats, d'une grenouille à l'autre, ce qui tient sans doute à l'épaisseur de la gangue, plus ou moins grande suivant les individus.

Les embryons obtenus sont toujours plus fragiles que les fécondés. Il faut leur maintenir une eau fraîche et aérée, ne

(1) Pour explication de ce terme, voir plus bas, p. 497.

jamais les détacher des récipients où ils sont fixés : on détériore ainsi presque toujours la gangue, l'éclosion est prématurée et le têtard ne survit pas. Dès que les larves se nourrissent, nous leur avons fourni soit des épinards très cuits, soit de l'amidon mêlé de pulpe de têtard. Ces deux sortes d'aliments réussissent très bien avec les larves normalement fécondées. Malgré tous nos soins, en deux saisons d'élevage, après avoir piqué près de 100.000 œufs nous n'avons obtenu que 2 têtards qui aient vécu jusqu'à leur métamorphose, sans la dépasser ni l'un ni l'autre.

SECONDE PARTIE

La variation du nombre des chromosomes.

CHAPITRE II

LA LOI DE CONSTANCE DU NOMBRE DES CHROMOSOMES ET LA VARIATION

Telle qu'elle est formulée plus haut, la loi de constance n'a pas été acceptée par tous les auteurs. Dès 1894, VOM RATH, puis HECKER (1899) remarquent que le nombre normal ne se trouve pas toujours absolument constant. HERTWIG (1896) parle même de sa *variabilité*. Si bien que BOVERI (1904) atténue la rigidité de son premier énoncé en écrivant que le nombre est partout le même « ou à peu près le même ». Depuis lors il a été fréquemment signalé des cas de variabilité. PAOLO DELLA VALLE (1909) consacre à cette question un important travail tant bibliographique que cytologique. Il relève dans la littérature toutes les données concernant le nombre des chromosomes, et en arrive ainsi à constater que souvent des auteurs différents étudiant une même espèce animale lui trouvent chacun un nombre différent de chromosomes, mais n'en concluent pas moins le plus souvent à la constance du nombre. Quand l'écart trouvé ainsi est trop considérable pour être négligé, plutôt que de suspecter la loi, on fait intervenir une hypothèse nouvelle, ou bien on crée une nouvelle variété. Presque toujours, dans les cas d'observations bien faites, *le nombre des chromosomes, dans les mitoses, n'est pas trouvé constant, mais oscille entre des limites déterminées*.

Il dénombre pour sa part avec le plus grand soin, 40 cinèses dans le péritoine de larves de Salamandre. Les chiffres obtenus,

ordonnés suivant leur fréquence, lui fournissent une courbe binômiale caractéristique, le nombre donné comme constant étant celui de fréquence maximum.

La loi de constance est donc une loi approximative, résultat dont il fait ressortir l'incompatibilité avec l'hypothèse de l'individualité.

Violamment critiqué par de nombreux auteurs, en première ligne par E.-B. WILSON qui lui oppose la fixité du nombre par lui constatée chez de nombreux Insectes, particulièrement Hémiptères, l'œuvre remarquable de l'auteur italien n'a pas eu tout le succès qu'on en pouvait attendre. Rares sont les cytologistes qui en font mention, tant se trouve enracinée dans les esprits la croyance du contraire. KRIMMEL (1910) puis plus récemment R. HANCE (cf. p. 164) ont cependant confirmé ses recherches.

1. La variation chez « *Rana Temporaria* » (L.)

L'étude du nombre des chromosomes chez les embryons et larves parthénogénétiques de grenouille nous ayant montré une importante variabilité, nous l'avons attribuée tout d'abord à un état pathologique spécial à ces ébauches, admettant nous-même implicitement la loi de constance, malgré les discordances des auteurs touchant le nombre des chromosomes de l'animal considéré. Nous résumons ici en un tableau l'opinion des principaux auteurs qui ont étudié soit *Rana temporaria* — soit des espèces voisines (*R. esculenta*, *R. pipiens*).

Nombre diploïde admis. Espèce	42	16	16 à 20	24	25 et 26	26
	<i>R. temp.</i>	<i>R. escul.</i>	<i>R. temp.</i>	<i>R. temp.</i>	<i>R. pipiens</i>	<i>R. sp. ?</i>
Auteurs :	A. DE- HORNE	C. CHAMPY	CARNOY et LEBRUN	VOM RATH	LEVY	GOLD- SCHMIDT
Date :	1910-1911 (1)	1913	1899 et 1901	1894 BATAILLON 1910	1915 SWINGLE 1917	1920

(1) Le chiffre de A. DEHORNE résulte vraisemblablement d'une erreur d'interprétation.

Dans le but de vérifier cette hypothèse nous avons alors effectué comparativement une série de numérations, soit des mitoses de maturation pendant les deux divisions de réduction, soit sur des mitoses somatiques dans des gastrulas obtenues aux dépens d'œufs normalement fécondés.

Nos résultats sont consignés dans les trois tableaux ci-joints.

I. — *Prophases, métaphases et anaphases de division (nombre haploïde)*

Nombre des segments	8 ou 9	10 ou 11	11 ou 12	12	12 ou 13	13 ou 14	14	14 au 15	16 à 19
Fréquence.	1	1	2	9	2	1	3	1	1

I. — *Métaphases de seconde émission polaire (nombre haploïde)*

Nombre	10 à 11	11	12 à 13	14	15
Fréquence	3	2	6	2	1

III. — *Mitoses somatiques d'embryon (1)*

Nombre	19 à 21	22	24 à 26	26	26 à 30	30 à 36	34
Fréquence.	1	1	1	1	1	2	1

La variation existe donc ici indéniablement.

La planche I renferme dessinées quelques-unes des figures dénombrées ici.

LÉVY et SWINGLE ont indiqué chez la grenouille un dimorphisme sexuel chromosomien, le mâle ayant 25 chromosomes, la femelle 26. R. GOLDSCHMIDT ne l'a pas retrouvé. Il ne nous semble pas non plus exister.

(1) Ce dernier tableau n'a pas été destiné à renseigner sur la fréquence de la variation, mais seulement sur sa grandeur absolue, nous avons choisi parmi les cinèses examinées celles nous paraissant indiquer les variations les plus considérables.

2. La variation du nombre et son mécanisme présumé.

On a fait de nombreuses hypothèses pour expliquer les cas de variation constatés çà et là, toutes ayant pour but de sauvegarder la loi de constance, et du même coup de respecter l'hypothèse de l'Individualité. Sans vouloir exposer toutes ces hypothèses que l'on trouvera examinées dans BELLA VALLE (1909) nous nous bornerons à envisager les plus importantes.

Le plus souvent on a expliqué la variation par des *ruptures* ou des *fusions* de chromosomes, se produisant pendant les diverses phases de la mitose, ou bien par des irrégularités de fonctionnement de celle-ci, ou enfin comme le fait WILSON par l'existence de chromosomes surnuméraires, ici présents, là absents.

Fusions ou ruptures de chromosomes.— L'étude des éléments génitaux des Insectes a montré que dans des cas bien particuliers, où les chromosomes se présentent avec des formes différentes et bien reconnaissables, il existerait de telles associations ou scissions plus ou moins durables, les éléments [considérés pouvant par la suite se séparer ou se ressouder à nouveau. ROBERTSON (1917) qui a étudié ces faits avec une attention particulière dans une partie du groupe des Orthoptères, y voit une des causes de la variabilité de ce groupe, en même temps qu'une possibilité d'explication de la Variation des Espèces.

HANCE R. (1918), tant chez *Sus scrofa* que chez une plante, *Oenothera scintillans*, l'un des mutants dérivés de l'*Oenothera Lamarckiana*, observe une certaine variabilité dans les cellules somatiques et en fournit la même explication, le « breacking up » de certains chromosomes : la variation a toujours lieu en plus du nombre normal et la somme des longueurs des chromosomes resterait à peu près la même. La même explication est fournie par MARCHAL dans un récent travail sur le nombre des chromosomes (1920) où toutes les données acquises sur l'ensemble du règne végétal sont passées en revue ⁽¹⁾.

Pour notre part, nous avons constaté (1919, travail de 1914)

(1) Nous n'avons pas eu ce travail sous les yeux et le citons d'après de Litaldière (1921).

des cas de fusion indéniable des chromosomes au moment de la maturation des éléments sexuels femelles de la Grenouille. L'ensemble des chromosomes se tasse sur la plage où apparaît plus tard le premier fuseau de maturation, en un bloc d'aspect plus ou moins irrégulier où les composants sont parfaitement indistincts. Si la figure observée ne marque pas une sorte d'impasse, et tout porte à croire le contraire, les chromosomes de la première figure de maturation doivent ensuite dériver de ce bloc.

Est-il possible de trouver de ces faits une explication physico-chimique ? Il nous faudrait tout d'abord décider si les chromosomes sont homogènes ou possèdent une structure quelconque. Un nombre considérable de faits ont été signalés en faveur de cette dernière hypothèse, il sort du cadre de ce travail d'en discuter la valeur. Nous nous bornerons à faire à ce point de vue quelques remarques.

Presque toutes les observations faites à ce sujet proviennent de matériel fixé ⁽¹⁾, c'est-à-dire où l'action des réactifs a très bien pu faire apparaître une structure inexistante.

Que l'on se remémore à ce propos les interminables discussions auxquelles ont donné lieu les questions de structure du protoplasme tant que l'on s'est borné à l'étudier après fixation.

Il semble que le plus souvent les chromosomes soient *totale-ment homogènes* ; ceci est certainement vrai pour les éléments chromatiques des Batraciens. Les cas où on leur a décrit une structure sont extrêmement particuliers. Prenons à titre d'exemple un travail récent de BOLLES LEE (1920), où il est décrit chez les chromosomes du Triton une structure tout à fait compliquée. Il est curieux de remarquer que cette structure n'est bien visible qu'à partir de l'anaphase ; d'autre part qu'elle ne se constate en toute perfection qu'après fixation par un liquide qui en raison de sa richesse en acide acétique est loin d'être parfait au point de vue cytologie fine, le liquide de BORIX. Ce qu'il faut retenir de la description, c'est l'existence de vacuoles incolores plus ou moins nombreuses garnissant la masse du chromosome et dessinant dans sa substance chromatique des figures plus ou moins

(1) Le filament chromatique des noyaux des glandes salivaires du Chironome et quelques cas analogues exceptés.

compliquées (Voir également à ce point de vue les excellentes figures données par BOLLES LEE dans son mémoire de 1913).

Il n'y a là rien qui ne s'observe dans la dissolution de toute substance colloïdale dans l'un de ses solvants. S'il s'agit de gélatine par exemple, se dissolvant dans l'eau chaude, on constate qu'elle *s'imbibe*, c'est-à-dire se gonfle par absorption du solvant, et que sa masse devient vacuolaire, chaque vacuole renfermant une solution de gélatine dans l'eau, le restant de la masse étant une solution d'eau dans la gélatine. Si la température augmente, les vacuoles grandissent et finalement la masse entière devient une solution d'apparence homogène.

Or nous verrons plus bas (p. 204) que l'anaphase apparaît comme une dissolution de la substance des chromosomes dans le suc nucléaire.

Il nous semble donc que l'analogie est frappante, et qu'elle nous permet de considérer la structure des chromosomes comme le plus souvent inexistante. Nous admettrons à la base de nos raisonnements théoriques la notion d'homogénéité des chromosomes, au moins au début de la mitose, et dans le cas bien défini des Batraciens, que nous avons étudié le plus particulièrement.

S'il en est ainsi, la rupture des chromosomes est due, ou bien à des actions mécaniques et ne peut alors être considérée que comme un accident, ou bien à des actions physiques, dues, tantôt aux chromosomes, tantôt au milieu, et n'étant alors sensibles que pour certains chromosomes; ce qui plaiderait en faveur d'une différence de propriétés physico-chimiques entre ceux-ci et les autres éléments, hypothèse vraisemblable comme nous le verrons. La fusion des chromosomes exige de son côté soit une identité des propriétés physico-chimiques des conjoints, soit une affinité chimique entre eux, soit enfin des conditions physiques particulières. Ces dernières peuvent certainement se réaliser, dans un système où les variations sont si nombreuses, autant externes qu'internes.

Quoi qu'il en soit la variation ainsi comprise est inconciliable avec la thèse de BOVERI, à une conception particulière de laquelle elle conduit : *il y aurait individualité non pas des éléments, mais de leur substance*. On comprend ainsi que cette individualité puisse se conserver dans le noyau au repos.

DELLA VALLE rapporte à ce point de vue une expérience intéressante et fort suggestive. Il est possible de faire cristalliser plusieurs fois une solution, mélange de plusieurs variétés d'hémoglobine, sans qu'il y ait par le mélange altération de l'une des substances : à chaque cristallisation on retrouve ces variétés avec leurs formes cristallines caractéristiques.

Des faits tirés de l'étude cytologique des hybrides végétaux viennent appuyer également cette manière de voir. R. DE LITARDIÈRE (1921) en cite un particulièrement intéressant. Il s'agit d'une Fougère hybride, *Polypodium Schneideri*, chez laquelle, à chaque division cellulaire, on retrouve à la télophase des chromosomes de deux aspects différents, se rapprochant de ceux de l'un ou de l'autre parent (*P. aureum* et *P. vulgare*, forma *cornubiense*). Ils subissent là chacun une alvéolisation différente et asynchrone.

La possibilité de l'existence de plusieurs variétés de chromatine dans le même noyau paraît donc démontrée. Cependant, elle ne semble pas générale.

Il semble assuré que, chez certains représentants de la classe des Insectes, surtout chez les formes où le nombre des segments chromatiques est peu élevé, on retrouve toujours un certain nombre d'éléments affectant les uns avec les autres des différences de taille et de forme, ce qu'il est impossible de séparer de l'hypothèse de différences physico-chimiques correspondantes. Comme exemple typique, il nous suffira de rappeler les chromosomes de *Drosophila ampelophila* (cf. p. 149).

Dans d'autres types, beaucoup plus nombreux, répandus dans la plupart des groupes zoologiques, il existe des éléments particuliers qui se retrouvent dans toutes les divisions avec les mêmes caractères différentiels. Il faut bien reconnaître qu'ils sont tout à fait à part, ainsi que l'indique le terme d'Hétérochromosomes qu'on leur applique souvent. Nous ne reviendrons pas ici sur leur étude, dont nous avons déjà dit quelques mots (p. 147). Nous nous bornons à citer à titre d'exemple, d'après KLEINERT (1909) une plaque équatoriale de spermatogonie d'*Helix hortensis* (fig. V, A). Deux chromosomes se distinguent nettement par leur taille tout à fait exceptionnelle, cinq ou six fois celle de tous les autres. Nous avons retrouvé nous-même ces deux chromosomes particuliers dans toutes les

divisions de l'animal que nous avons examinées (plus d'une centaine) depuis le plus jeune âge jusqu'à l'adulte. Nous associons à la figure de KLEINERT un de nos dessins représentant en vue latérale l'anaphase d'une mitose intestinale tirée d'un tout jeune *Helix* (fig. IV, B). En raison de leur retard sur les autres éléments, les deux chromosomes spéciaux sont particulièrement nets. Les petits éléments sont de taille variable, oscillant autour d'une moyenne beaucoup plus petite. Il y a certainement là au moins deux sortes de chromatines distincts.

Mais de tels cas ne sont pas extrêmement communs. Le plus souvent, et il semble bien que ce soit le cas de la Grenouille, il ne semble pas qu'il existe de ces chromosomes spéciaux.

Nous figurons ici (Pl. II, fig. 14), trois métaphases en vue

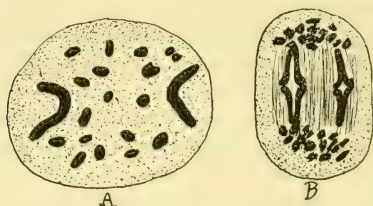


Fig. IV. — En A métaphase d'une spermatogonie d'*Helix hortensis*, d'après KLEINERT (vue polaire). Remarquer les deux gros chromosomes.

En B anaphase dans une cellule de l'intestin chez un jeune de la même espèce. On retrouve les deux gros chromosomes $\times 2000$.

polaire, tirées d'un même embryon parthénogénétique, ayant le nombre réduit de chromosomes. Elles sont dessinées avec le plus grand soin au même grossissement. Les éléments chromatiques ont été ensuite isolés et ordonnés suivant leur taille, les diagrammes ci-contre représentent le résultat (fig. V).

On voit immédiatement que les chromosomes forment ainsi une série à peu près continue, et qui dans son ensemble constitue une courbe à deux concavités successives orientées en sens inverse. C'est là une courbe typique de *distribution* ou de *mérite* selon le nom que lui donnent les statisticiens. Elle caractérise la variation fluctuante : le plus grand nombre des éléments est voisin de la taille moyenne, ceux qui s'en écartent

le plus sont les moins nombreux, et d'autant moins que leur écart est plus considérable ⁽¹⁾. C'est la raison pour laquelle il y a toujours ainsi un élément plus petit que tous les autres et un plus grand, fait qui a certainement souvent impressionné beaucoup de chercheurs et leur a fait établir des correspondances inexistantes entre chromosomes de figures différentes. On remarquera que le nombre des chromosomes les plus grands ou les plus petits n'est pas le même dans les trois figures et que

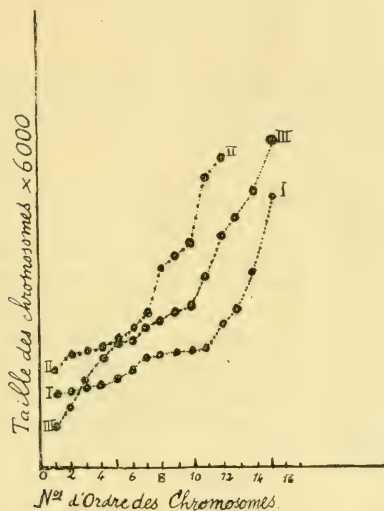


Fig. V. — Diagramme obtenu en ordonnant par leur taille les chromosomes des divisions figurées en planche : fig. 14 I, II, III.

dans le détail les trois courbes ne se correspondent pas du tout. Enfin le fait de la continuité des courbes semble prouver l'identité de substance des divers chromosomes. S'il se produit une diminution du nombre par fusion, ou une augmentation par rupture, il nous est impossible de la considérer autrement que

⁽¹⁾ On trouvera dans le travail de DELLA VALLE (1912) un long développement sur le même sujet (p. 127 à 142), les courbes théoriques calculées y sont rapprochées des courbes expérimentales, la concordance est remarquable.

comme un simple accident. La constatation en sera du reste impossible ; la longueur totale des chromosomes, seul caractère qui pourrait à la rigueur être utilisé dans ce but (HANCE) est constamment variable, même dans deux divisions ayant le même nombre d'éléments.

Quant aux chromosomes surnuméraires que E.-B. WILSON a signalé dans une seule espèce animale, *Metapodius* sp ?, il semble bien que l'on puisse les considérer chez cet Acantocéphale, en raison de leur continuité à travers les lignées cellulaires, comme représentant une variété particulière de chromatine.

Enfin les irrégularités de fonctionnement des mitoses sont également des faits exceptionnels, qui n'ont pas d'autre caractère que celui d'accidents.

En résumé, *tous les arguments invoqués pour expliquer la variation, là où elle n'existe que rarement, ne valent que pour des cas particuliers, n'ont aucune valeur d'explication générale.* Ils sont incapables de rendre compte du fait de la variation normale, physiologique, telle que DELLA VALLE l'a constatée chez la Salamandre, telle que nous la constatons nous-même chez la Grenouille.

Au lieu de chercher à rattacher les faits de variation à une loi de constance reconnue imparfaite, au lieu de les considérer comme des exceptions, nous verrons qu'il faut faire l'inverse, et considérer la constance du nombre comme cas particulier d'une loi de variation.

TROISIÈME PARTIE

La régulation du nombre des chromosomes.

CHAPITRE III

LE NOMBRE DES CHROMOSOMES CHEZ LES INDIVIDUS PARTHÉNOGÉNÉTIQUES

1. Parthénogénèse naturelle.

Si comme l'a prétendu BOVERI, les segments chromatiques sont des individus bien définis, il est intéressant de les suivre dans l'évolution d'êtres provenant d'un œuf parthénogénétiques, c'est-à-dire développé aux dépens d'un seul pronucléus, ne possédant ainsi que le nombre réduit de segments chromatiques, et de voir comment ils se comportent dans ces conditions anormales. Si le nombre reste identique pendant le développement et jusqu'à l'adulte, il y aura là un bel argument en faveur de la thèse de BOVERI. De là vient tout l'intérêt qui s'est attaché à ce problème en parthénogénèse, tant naturelle qu'artificielle.

Des difficultés techniques accompagnent la plupart des travaux cytologiques entrepris en parthénogénèse naturelle : c'est en effet le groupe des Arthropodes où ce mode particulier de développement semble le plus répandu. L'enveloppe chitineuse des ovocytes d'une part, la petitesse des éléments chromatiques, surtout chez les adultes, d'autre part, compliquent les recherches. Il ne faut donc pas s'étonner des opinions contradictoires qui ont été émises successivement sur la question.

C'est chez les Hyménoptères que l'on possède les résultats

les plus intéressants. On sait que chez l'Abeille, les œufs qui donnent naissance à des mâles se développent sans fécondation. PETRUNKEWITSCH (1904) a d'abord annoncé que le nombre des chromosomes passe dans l'œuf directement de 8 à 16, par une véritable régulation. Mais le fait fut contesté, et MEVES (1909) étudiant avec soin la spermatogénèse tout à fait particulière des faux bourdons, donna 16 comme nombre réduit. Cependant tous deux ont signalé çà et là dans les larves parthénogénétiques des îlots de cellules avec 32 et parfois même le double de chromosomes.

Presque simultanément en 1913 deux auteurs NACHTSHEIM et ARMBRUSTER ont repris la question, le premier chez l'abeille, le second chez une Osmie. Tous deux arrivent aux mêmes résultats, leur interprétation seule différant quelque peu.

Dans l'œuf vierge de l'abeille comme celui de l'Osmie, le pronucléus femelle renferme 8 chromosomes, puis, au début de la segmentation parthénogénétique qui doit donner naissance au mâle, selon l'hypothèse de DZIERZON, ce nombre se double. L'ébauche évolue avec 16 éléments. Mais le nombre ne reste tel que dans la région génitale. Les cellules somatiques se développent avec 32 ou même 64 chromosomes au bout d'un certain temps. Ceci est donc conforme aux données de PETRUNKEWITSCH. Les spermatides n'ont pas moins de 16 chromosomes, c'est-à-dire que, ainsi que l'a décrit MEVES, il n'y a pas de réduction numérique au cours des divisions de maturation. Mais, pendant la transformation en spermatozoïdes, les 16 chromosomes se soudent deux à deux, et finalement il n'y a plus dans l'élément sexuel mûr que 8 chromosomes. Il en résulte pour les œufs fécondés, après l'amphimixie un noyau à 16 éléments. Par la suite il peut se présenter également des doubléments et certaines cellules ont aussi jusqu'à 64 chromosomes (Cf. le schéma donné p. 321). NACHTSHEIM interprète ces faits par l'existence de chromosomes complexes bi- ou tétravalents dans l'œuf et qui par la suite du développement deviendraient univalents. ARMBRUSTER admet par contre une *autorégulation* par multiplication spontanée des éléments chromatiques.

Quoiqu'il en soit, le nombre des segments ne reste pas ce qu'il était dans le pronucléus femelle avant le développement, et augmente sans l'intervention d'un spermatozoïde.

Le cas des Hyménoptères ne paraît pas isolé, il semble en être ainsi dans un groupe de Vertébrés, chez les Oiseaux.

On sait depuis longtemps que les œufs non fécondés de ces animaux présentent fréquemment un début de segmentation pendant leur trajet dans les voies génitales. LÉCAILLON (1910) a étudié cette parthénogénèse rudimentaire chez l'œuf de Poule. Il a constaté que la segmentation au moins dans les stades avancés se ferait avec le nombre somatique de chromosomes. Le fait n'est pas incontestable et nous y reviendrons. Par contre le nombre ne se conserve tel, que dans un petit nombre de mitoses normales. Presque toujours il apparaît des mitoses pluripolaires et LÉCAILLON y reconnaît jusqu'à 100 chromosomes. Là tout du moins il y a une augmentation du nombre incontestable.

2. Parthénogénèse expérimentale.

Ici, plus encore qu'en parthénogénèse naturelle les résultats ont été longtemps contradictoires.

Chez l'Oursin DELAGE, à la suite de ses expériences de Mérogonie puis de parthénogénèse (1901) signale une autorégulation du nombre, se produisant de très bonne heure au cours du développement, puisqu'elle s'observe dès le stade à 4 blastomères. Sa technique très simple, étude d'œufs ou de larves colorées et montées *in toto* dans le baume, ou la glycérine, lui permet de vérifier ce fait sur un nombre considérable d'œufs. Il compte de 16 à 19 éléments au lieu de 9 qui serait le nombre réduit de l'espèce considérée « chez des dizaines d'œufs sur la plaque équatoriale vue de face, sur des centaines sur la plaque vue de profil ». Le fait semble donc indéniable. On ne peut regretter que deux choses, c'est que DELAGE n'ait pas insisté sur le nombre trouvé dans les mêmes conditions sur les œufs fécondés, et que d'autre part il n'ait pas indiqué s'il constatait la régulation sur tous les œufs qui lui passaient sous les yeux.

A l'époque où ses résultats furent publiés, les biologistes étaient presque tous partisans des idées de BOVERI. Un désaccord aussi complet avec la loi présumée de l'Individualité fut violemment attaquée par tous ses partisans. On admit que

DELAGE s'était trompé, et avait confondu le nombre réduit et le nombre double. Bien qu'appartenant à la même espèce, les oursins qu'étudiait BOVERI ont en effet non pas 9 mais 18 chromosomes au nombre réduit.

Ce n'est que plusieurs années plus tard que DRIESCH (1908) reprend la même étude, non plus en cherchant à compter les chromosomes, mais en mesurant simplement les diamètres nucléaires de ses larves parthénogénétiques, et en les comparant avec ceux de larves fécondées. Sur 110 gastrulas obtenues, il observe :

56 larves à noyaux de taille normale.

46 » » » petite.

8 » » » double.

Etant donnée la relation nucléoplasmatique, *il faut admettre que la régulation est un fait chez l'oursin, quelque soit le nombre n , la parthénogénèse fournit des larves à n , $2n$ et $4n$* . Il semble donc bien que l'opinion de DELAGE ait été exacte ⁽¹⁾.

Depuis lors, malgré des travaux cytologiques importants effectués, sur le même matériel par BOVERI, puis tout récemment par HERLANT, VERA DANCHAKOFF, ayant trait aux premiers stades de la segmentation, on n'est pas parvenu à constater directement le phénomène.

Cas de la Grenouille. — BATAILLON (1902) nous fournit les premières données concernant le nombre. Elles ont trait à des embryons obtenus par les solutions salines. « Le nombre paraît plus près de 12 que de 24 ». Mais le matériel est défectueux, les cinèses normales étant l'exception.

A. DEHORNE (1910) trouve le nombre réduit chez des têtards obtenus par piqûres et fixés au bout de 2 et 6 jours. L'année suivante une larve plus âgée lui confirme cette donnée.

BATAILLON (1911) arrive aux mêmes résultats : « Au moins jusqu'aux ébauches de 17 heures, il n'y a pas régulation du nombre ».

Ce sont HENNEGUY et BRACHET qui les premiers (1911) donnent

(1) Le travail de DRIESCH semble être passé totalement inaperçu, malgré toute son importance. Il n'est pas cité par DELAGE, dont cependant il confirme les travaux. Il n'est cité par aucun auteur, pas même par PAULA HERTWIG dans sa revue critique de la parthénogénèse (Haploide und Diploide Parthenogenese. *Biolog. Zentralbl.* T. XL 1920).

l'affirmation du contraire. Les résultats du premier sont présentés sur une petite note peu explicite (Année biologique, 1911, p. 66). Y. DELAGE et M. GOLDSMITH (1912) ⁽¹⁾ rapportent également une communication verbale d'HENNEGUY disant que rien ne distingue, au point de vue des chromosomes les têtards normaux des parthénogénétiques. BRACHET étudiant un têtard de 18 jours « arrive à douter que le nombre soit le même dans toutes les cellules, mais est certain que dans de nombreux cas il est de beaucoup supérieur à 20 ».

J. LOEB, qui réussit à amener à l'âge adulte des têtards obtenus par piqure cherche à trancher la question et confie

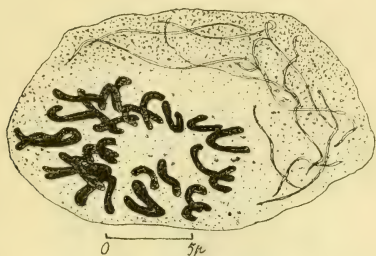


Fig VI. — Cellule de l'épiderme caudal d'un embryon parthénogénétique en division : 23 chromosomes. Dans le cytoplasme les filaments d'EBERT (chondriosomes ou tonofibrilles).

l'étude cytologique de son matériel à R. GOLDSCHMIDT. Celui-ci conclut à la régulation, avec certaines réserves tout d'abord (in LOEB, 1918). Un travail définitif (1920) affirme nettement la régulation, au moins pour les grenouilles du sexe mâle. Il n'arrive pas à dénombrer les chromosomes des femelles.

Dans les spermatogonies, les nombres observés oscillent autour de 24. Une seule plaque équatoriale lui permet une numération certaine : il y compte 26 segments. La moitié de ce nombre se retrouve dans les spermatocytes, sous forme des dyades de la première division de réduction, dyades dont il a observé la formation par conjugaison longitudinale des seg-

(1) Y. DELAGE et M. GOLDSMITH. La parthénogenèse naturelle et expérimentale. Paris, 1913.

ments. Rapprochant ces faits positifs de résultats négatifs enregistrés par DEHORNE et BATAILLON, il se demande si la régulation n'est pas condition *sine qua non* de la survie des têtards.

Recherches personnelles. — Indépendamment de R. GOLDSCHMIDT, dont, en raison des difficultés dues à la guerre, nous n'avons connu le travail définitif qu'en juin 1921, nous avons abordé le problème par une première étude d'embryons et de larves âgées, en laissant de côté les premiers stades de la segmentation. Notre élevage de 1920 ne nous a permis d'étudier que 11 embryons et têtards d'âges variés compris entre 4 et 50 jours.

Les deux premiers étudiés sont venus confirmer les données

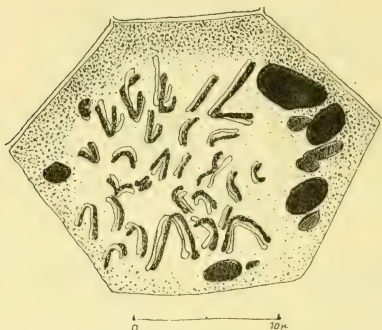


Fig. VII. — Vue polaire d'une métaphase tirée de l'épiderme d'un embryon parth. Tous les chromosomes présentent la division longitudinale.

de HENNEGUY, BRACHET et GOLDSCHMIDT. Il s'agit de têtards de 50 et de 14 jours, tous deux d'apparence normale. Ils ont tous deux le nombre diploïde de segments, compris entre 22 et 27 (8 numérations approximatives, 4 certaines) (Fig. VI). La taille des noyaux dans les divers tissus y est la même que dans les têtards normalement fécondés. Le plus âgé présente des ébauches génitales avec des ovules primordiaux parfaitement normales, comme taille et comme aspect. Restaient 9 têtards tous anormaux. Les deux plus jeunes, âgés de 4 jours et aussi les plus anormaux, sont segmentés incomplètement, c'est-à-dire, proviennent sans doute d'un œuf segmenté en trois lors du

premier clivage. Ils ont aussi le nombre double, mais avec des écarts considérables. Nos numérations les plus certaines, au nombre de 7, donnent des chiffres compris entre 15 et 28 éléments (Fig. VII). La taille des noyaux au repos oscille dans de larges limites : de 5 à 16 μ dans une même région embryonnaire (plaques latérales). Quelques divisions sont irrégulières, enfin les dégénérescences nucléaires sont abondantes. Ces deux cas d'apparence pathologiques, nous ont semblé, à première approximation, indiquer des troubles résultant d'une régulation défectueuse.

Les sept derniers têtards ont tous le nombre haploïde, avec de 8 à 13 éléments chromatiques (19 numérations presque toutes certaines) (Fig. VIII).

Pendant la saison 1921, nous avons opéré sur des bases plus vastes, et en fin de compte sommes arrivés à des résultats plus importants. 80.000 œufs ont été piqués environ. Plus d'un mil-

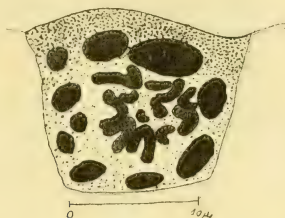


Fig. VIII. — Métaphase épidermique d'un embryon non régularisé, âgé de 6 jours.

lier fixés et étudiés à tous les stades du développement. Un septième seulement de ces ébauches a pu être utilisé pour une étude du nombre. Le déchet considérable est dû à de nombreuses causes, soit que dans certains œufs la segmentation ait été arrêtée de bonne heure, tout de suite après les premiers sillons, ou beaucoup plus tard et que l'on ait seulement sous les yeux des embryons morts, inutilisables pour une étude précise, soit qu'il n'y ait que des sillons superficiels, et que la segmentation ait été entièrement irrégulière, soit enfin que les mitoses ne nous aient permis que des numérations par trop approximatives.

Cent quarante embryons et larves ont pu servir, uniquement pour la numération. Sur toutes ces ébauches, 63 sont restées en possession du stock haploïde, 73 ont reconstitué le nombre 2n et sur ces derniers, 14 présentent des nombres aberrants.

Nous donnons dans le tableau ci-contre, le détail de tous les embryons et larves étudiés (¹).

Ainsi donc se trouve expliquée la contradiction inhérente aux affirmations des auteurs. Comme nous l'avons fait remarquer déjà (1920), on comprend que dans la controverse BOVERI-DELAGÉ chacun des deux auteurs ait pu également avoir raison. Ils n'ont eu que le tort de généraliser immédiatement la portée de leurs résultats, et de considérer leurs opinions comme inconciliables *à priori*.

Sans le secours d'aucun spermatozoïde, le nombre des chromosomes des ébauches parthénogénétiques, qu'elles soient d'abeille, d'oursin ou de grenouille, peut parfaitement être le même que celui des individus normalement fécondés. Il y a autorégulation, mais, chez la grenouille et l'oursin, elle n'est pas du tout obligatoire : tantôt elle s'effectue bien, tantôt elle se fait mal, enfin elle peut ne pas se faire du tout.

(¹) Nous avons fait figurer sur ce tableau quelques embryons où nous avons seulement pu effectuer des mesures nucléaires. Ils ne sont pas compris dans les chiffres donnés dans le texte.

Numération des chromosomes chez les embryons et larves parthénogénétiques

Nature de la piqûre	Age des ébauches	N ^{os} de série	N ^{os} des œufs	Nombres de chromosomes observés ou tailles nucléaires	N	2N	≠ 2N et de N	Observations
Saison 1920								
Sang grenouille	8 jours	I	1	42, 43.	1			Gastrula irrégul.
			2	42, 42, 14.	1			"
"	10 jours	II	1	8, 9, 12.	1			"
			2	42, 12, 42.	1			"
"	8 jours	III	1	14, 15 à 17, 19, 25, 30.		1		"
			2	> 20, 24 ? 28.		1		"
"	12 jours	IV	1 et 2	Pas de numération, taille moyenne 6 μ .		2?		Branchies extern.
"	15 jours	V	1	12, 11, 11 ou 42, 12.	1			" hydro-pique.
"	18 jours	VI	1	24, 24, 30.		1		Têtard normal.
"	30 jours	VIII	1	22, 27, 25 à 27, 22 ou 23, 23 ou 24, 24 à 26, 25. Tailles nucl. : 6 à 9 μ .		1		Têtard normal. Pattes postérieures. Membre ant. à une seule palette.
Saison 1921								
Sang gr.	12 h.	9	1	3, 5, 8, 41.	4		< Nou N	Troubles nucl.
"	9 h.	10	2	14, 12, 9.	1			Fusion avec matériel étranger.
"		"	4	10, 13.	1			Un bloc inoculé en division.
"		"	1	> 20.		1		
"		"	3	24 ou 25.		1		
"	14 h. 30	15	4	42 ou 43.	1			Un érythrocyte reconnaissable.
"	19 h.	11	1	12, 13.	1			
"			2	> 16, 25.		1		
"			3	42, 16.	1			Division anaphasique.
"			4	20, 20, 19.		1		
Pulpe cobaye	20 h.	24	3	26 ? 23 ?		1		
Sang gr.	18 h.	27	1	14, 16.	1			
"			2	> 18, 26.		1		
"			4	> 20.		1		
S. tortue	24 h.	29	1	12, 13, 41, 17 ?	1			
"			3	13, 14, 15, 25, 27.			N et 2N	
"			4	11, 13.	1			
S. gren.	4 h. 10	45	4	11.	1			Divisions irrégulières.
S. tortue	23 h.	49	1	14.	1			
"			2	9.	1			
"			4	10, 15.	1			
"		49 ₁	1	26, > 24.		1		
"			2	23, 28.		1		
"			3	21, 28.		1		
"			4	24.		1		Une figure à huit pôles (matériel étranger).
"		49 ₂	1	11, 13.	1			
S. gr.	7 h.	52	2	24, 27, 28, 30 ?				
				22 à 28, 24 à 25.		1		
"			3	10 à 15, 12 à 17.	1			

Numération des chromosomes chez les embryons et larves parthénogénétiques (Suite)

Nature de la piqûre	Age des ébauches	N ^{os} de série	N ^{os} des œufs	Nombres de chromosomes observés	N	2N	≠ 2N et de N	Observations
Saison 1921								
S. gr.			4	13, 16 ?	1			
»		52 ₁	1	15 ?	1			
»	4 j. 1/2	53	1	> 23.		1		
»			2	19, 25.		1		
»			3	23 ?		1		
»			4	> 20, 24, 26.		1		
Lympho-gr.	16 h.	60 ₁	1	13.	1			
»			2	11.	1			
»			4	20, 20, 19.		1		
S. gr.	11 h.	62	1	12, 12.	1			
»		62 ₁	1	12, 13.				
»			2	26, 25.		1		
»	17 h.	63	1	12, 8.	1		< N ?	
»	19 h.	64	1	12.	1			
»			2	13.	1			
»		64 ₁	3	12, 13, 13, 13, 15.	1			
Leucocytes gr.	7 h. 50	65	2	> 24.		1		
Sang gr.	24 h.	66	3	16, > 24, 13.			N et 2N	
»			4	10, 12.	1			
»		66 ₁	1	10, 12.	1			
»			2	22, 25.		1		
»			4	14, 15.	1			
»		66 ₂	2	23.		1		
»			3	11, 12.	1			
Lympho-gr.	21 h.	68		8, 10, 14, 14,				
»			2	> 22, 26 ?			N et 2N	
»			3	> 20, 30 ?		1		
»			4	8, 9, 16, 18, > 20.			N et 2N	
Leucocobaye	16 h.	69 ₁	1	6, 7, 12.	1			
»			2	11, 12, 13 coupl.	1			Division long. anaphasique.
»			3	20, 26, 28.		1		
»	16 h.	71	1	15, 16.	1			
»		71 ₂	1	14 à 16 ?	1			
Sang gr.	19 h.	73	1	13, 14.	1			Fusion avec matériel inoculé.
»			2	22, 26.		1		
»			3	12, 13.	1			
»			4	17, 19, 28.		1		
»	19 h.	75 ₁	1	27, 30, 32, 33, 36.			> 2N	
»			2	3, 5, 6, 8 à 10, 6 ou 7.			< N	
»			3	22, 25.		1		
»	18 h.	76 ₁	1	12, 13.	1			
»	24 h.	77	1	12.	1			
»			2	7, 12.	1			
»			3	16, 19.			> N	
»			4	11, 12, 16, 16.	1			
Erythrocytes gr.	29 h.	79	3	25, 26.		1		
»			4	22, 26.		1		
»		79 ₁	1	8, 13.	1			
»			3	17, 21, 24.		1		
»			4	11, 14.	1			

Numération des chromosomes chez les embryons et larves parthénogénétiques (Suite)

Nature de la piqûre	Age des ébauches	N ^{os} de série	N ^{os} des œufs	Nombres de chromosomes observés ou tailles nucléaires	N	2N	~~2N~~ et de N	Observations
Saison 1921								
Erythrocytes gr.		79 ₂	1	12 ou 15.	1			
»			2	12 ou 13.	1			
Sang gr.	5 jours	84	1	> 26.		1		
Erythrocytes gr.	4 jours	86	1	14.	1			Mal conformé.
»			3	11, 14, 26.			Net > 2N	»
»			4	> 20, > 30, > 60.			> 2N	»
»		86 ₁	1	Diamètres nucl.	1			Bien conformé.
»			2	Id.		1		Mal conformé.
»			3	Id.	1			Hémisegmenté.
»			4	Id. > 25.		1		Id.
Sang gr.	18 h.	86 ₂	1 à 4	Id.		4		Aucun de viable
»		89	2	13, 13.	1			
»			3	8, 9, 15.	1			
»			4	13.	1			
»		89 ₁	1	24.		1		
»	17 h.	95	1	23.		1		
»	9 jours	98	1	12.	1			Abondantes dégénérescences nucléaires.
Leucoc. tortue	20 h.	99	1	11.	1			Oëuf au cyanure
Pulpe têtard G.	6 jours	101	1	11 ou 12, 10 à 13.	1			Bien conformé.
»			2	12, > 24, tailles nucléaires variables.			N et > N	Non viable.
»		101 ₁	1	Tailles nucléair.	1			»
»			2	»	1			»
»			3	»		1		»
»		101 ₂	1	»				»
Sang gr.	7 jours	103	1	22.		1		Bien conformé.
Erythro		106	1	30, 40.				
Tortue	20 h.	106 ₁ et 2	1 et 3	?			> 2N	Oëuf à KCy.
»								Id. Divisions très irrégulières.
»	20 h.	107	4					Id
S. tortue	7 jours	114	1	23, 29.		1		Non viables.
»			2	12, 13, 14, 15.				»
Sang gr.	7 jours	115	1	12 et 13.	1			Viable.
»				18, > 18, 20	1			
»			2	> 21.		1		
»	7 jours	115 ₁	1	23, 25.		1		Non viable. Corde énorme.
S. tortue	»	116	1	12.	1			
»	»	117	1	23, 24, 26.		1		
Sang gr.	46 h.	118	2	20, > 24, 28, > 30.		1		Non viable.
S. tortue	8 jours	119	1	14.	1			
»			2	12, 12 ou 13.	1			Viable ?
»		119 ₁	1	12, > 14.	1			Non viable.
Sang gr.	52 h.	120	1 et 2	13.	1			Non viable.
»	6 jours	121	1	18 et > 20.		2		»
»			2	> 24.		1		Non viable.
»	6 jours	122	1	13.				»
»				Pet. et gr. noy.			N et 2N	

CHAPITRE IV

LA RÉGULATION DU NOMBRE DES CHROMOSOMES

1. Caractères de la régulation.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, la régulation du nombre constatée chez l'abeille mâle fournit des cellules ayant un nombre assez varié de chromosomes, puisqu'il y en a tantôt 16 comme dans les glandes génitales, tantôt deux ou quatre fois autant. En est-il de même chez la grenouille ?

Le nombre des cellules en division est toujours faible par rapport à celui des cellules au repos, la numération ne peut donc renseigner entièrement à cet égard. Néanmoins nous avons étudié un grand nombre de mitoses sur un même têtard. Dans les cas dits normaux de régulation, il ne nous est jamais arrivé de trouver une seule cellule où ne se constate pas approximativement le nombre $2n$. Du reste la méthode de mesure des diamètres nucléaires, ailleurs inférieure à celle des numérations nous permet ici de trancher la question. Dans un têtard bien régularisé, par exemple dans le premier têtard de 50 jours que nous avons obtenu (Têtard, VIII, 1920. Pattes postérieures visibles, membres antérieurs formés d'une palette indivise), les variations du diamètre nucléaire sont comprises entre les mêmes limites que celles observées dans les mêmes tissus chez le témoin fécondé du même âge. La muqueuse intestinale nous fournit dans les deux cas des noyaux ayant de 6 à 9 microns. Dans les cellules du foie, les diamètres varient entre 6 et 8, 5 microns.

Nous avons retrouvé *sans aucune exception* la même concordance dans tous les tissus observés.

La régulation du nombre est donc totale, elle se trouve réalisée

dans toutes les cellules de l'individu, que rien au point de vue cytologique ne permet de distinguer d'un autre normalement fécondé. Elle n'est donc pas entièrement comparable à celle observée chez l'abeille, où elle n'est pas totale.

2. Epoque de la régulation.

Étant donné ce caractère même de généralité, on peut *a priori* penser que la régulation doit être précoce chez la Grenouille. En fait au bout de 7 heures d'évolution, à la température de 13°, une morula (65, œuf 2) ayant une vingtaine de blastomères nous donne le nombre diploïde, approximativement sur 4 métaphases, certainement sur deux anaphases, où nous comptons 22 à 28, 21 à 25, 27 à ? éléments (une couronne polaire n'a pu être dénombrée). La régulation y est donc indéniable et paraît déjà totale. Nous ne l'avons pas constatée plus tôt, en raison des difficultés techniques que présente l'étude des divisions au cours des trois premiers clivages. Il est possible qu'elle soit parfois encore plus précoce.

Cependant, *si l'on compare le nombre des embryons non régularisés au nombre total des embryons, successivement dans les stades jeunes*, par exemple entre 7 et 24 heures d'évolution, puis, *à des âges plus avancés*, au-dessus de 4 jours et jusqu'à 8 jours, on obtient des chiffres totalement différents.

Embryons jeunes : Non régularisés Nombre total = 47/74, soit 63 0/0.

Embryons âgés et larves : Non régularisés Nombre total = 27/73 soit 36,9 0/0.

Le nombre des régularisés augmente donc avec l'âge des embryons. Reste à savoir à quoi est due l'augmentation. N'est-elle pas simplement causée par une plus grande mortalité des embryons non régularisés?

Mortalité des embryons parthénogénétiques. — Elle est toujours très élevée, incomparablement plus que celle des témoins fécondés. Ceux-ci, sans aucune précaution spéciale, quelle que soit la nourriture qu'on leur fournit, arrivent presque tous à la métamorphose, qui est le seul moment vraiment critique de leur élevage. Au contraire, la mortalité est toujours considérable

chez les embryons parthénogénétiques, qui meurent à tous les stades du développement, mais surtout avant la gastrulation. Ceux pour lesquels cette période critique arrive à se passer normalement, éclosent généralement presque tous, à moins qu'une cause extérieure ne vienne les altérer (infection mycétienne, par exemple). A l'éclosion, on distingue immédiatement ceux qui vont survivre de ceux qui sont condamnés. Ceux-ci présentent en effet toutes sortes de malformations, sont hydropiques, ont l'appendice caudal réduit, en cuiller, présentent une courbure anormale de leur axe antéropostérieur, enfin présentent une atrophie de certaines régions.

Les individus qui dans nos élevages ont vécu le plus longtemps, avaient le nombre diploïde (4 têtards ayant respectivement 18, 50, 64 et 84 jours d'évolution). Malgré une apparence normale, leur taille était plus faible que celle des témoins, leur croissance d'abord normale au début s'est ralentie par la suite, au point que nous avons fixé les deux premiers craignant de les trouver morts et inutilisables.

Les deux plus âgés ont commencé leur métamorphose. Au moment de sa fixation le premier avait déjà ses pattes postérieures bien développées. Il ne prenait plus de nourriture. A l'examen microscopique, nous avons constaté une répartition inusitée des réserves de graisses. Il n'y en a aucune trace dans le foie ; le pancréas en est au contraire bourré, et il semble que l'on assiste à l'établissement de cette réserve, dans laquelle les *parasomes*, si caractéristiques de la cellule pancréatique des Batraciens semblent jouer un rôle actif.

Sommes-nous là en présence d'une anomalie, ou comme nous l'a suggéré M. le Professeur PRENANT, de l'expression d'une fonction larvaire particulière spéciale du pancréas, peut-être en relation avec la Métamorphose, nous n'avons pu le décider. Le dernier têtard seul est arrivé à sortir ses pattes antérieures, sans toutefois dépasser la métamorphose. L'exemple de LOEB, la réussite de son élevage, nous paraît dûe à une espèce de Grenouille plus résistante que *R. temporaria* pendant sa phase larvaire. Quoiqu'il en soit, le fait que les numérations de R. GOLDSCHMIDT ont montré que les grenouilles de LOEB avaient le nombre diploïde, joint à cette constatation que nos têtards les moins anormaux avaient le même nombre, nous invite à penser qu'il n'y a pas

une simple coïncidence, et qu'il parait y avoir une relation entre la survie des têtards et leur nombre de chromosomes, sans préjuger du reste du sens de cette relation : il est en effet *à priori* aussi vraisemblable que le nombre normal de chromosomes détermine un état optimum, ou bien que ce soit cet état optimum qui détermine l'existence du nombre diploïde.

Mais, en admettant même ce fait comme démontré, rien ne nous prouve qu'il explique la mortalité des embryons. Examinons à ce point de vue les jeunes ébauches, en cherchant une relation entre leur état et la régulation. On trouve des embryons d'allure anormale, et qui cependant ont leur nombre $2n$, et inversement, il en est qui ont l'apparence tout à fait normale, et dont le nombre est haploïde. Il semble plutôt que la mortalité dans les premiers stades soit tout à fait indépendante du nombre des chromosomes, et ne soit pas due à une insuffisance de chromatine, puisque le phénomène de régulation ne semble pas du tout y remédier, pas plus que l'abondance plus ou moins grande de matériel nucléaire introduite par le stylet (¹).

Des œufs fécondés normalement, qui ont été piqués immédiatement avant le gonflement de leur gangue ont montré des troubles de segmentation et une mortalité beaucoup plus considérable que normalement, bien qu'inférieure à celle des embryons parthénogénétiques. On peut donc admettre que pour une grande part, la mortalité des embryons est due à la piqure brutale de l'œuf et aux troubles qui en résultent, provoqués soit par des déplacements de substances, pendant ou après la piqure (extra-ovats), soit par l'introduction du « matériel étranger » (¹) et des perturbations qu'il ne peut manquer d'en résulter. A l'examen microscopique, on constate facilement ces dernières : segmentations partielles provenant d'un premier clivage en trois, manque de noyaux actifs dans certains blastomères pourvus seulement d'asters accessoires, divisions anormales provoquées par le matériel étranger. Qu'on ajoute à ceci les causes accessoires de mortalité dont la principale est l'infection de l'œuf, on pourra comprendre la mortalité des élevages,

(¹) Pour explication ; cf. p. 494.

problème très complexe et que la simple observation des faits ne permet pas de solutionner définitivement (¹).

Si cependant nous n'arrivons pas à ce résultat, nous constatons avec une netteté parfaite que, au moins jusqu'à l'âge de 8 jours, *la mortalité est sensiblement la même chez les embryons à nombre haploïde et à nombre diploïde*. Nous ne pouvons donc expliquer ainsi la variation de notre pourcentage, et l'augmentation du nombre des embryons régularisés.

Une seule hypothèse nous semble alors admissible, c'est *que le phénomène de régulation se continue*, au moins pendant le début de la segmentation, aux phases morula et blastula.

(¹) Il est en effet inséparable de celui des causes de la parthénogénèse par piqure. On sait que deux théories importantes ont tenté d'élucider ce problème. La plus récente est celle d'HERLANT, théorie que l'on peut qualifier de *mécaniste* (1913). D'après elle, la segmentation de l'œuf parthénogénétique est due à la formation d'asters accessoires développés au contact du matériel inoculé (pour explication de ce terme, voir p. 194) et qui permettent à la division du pronucleus femelle de s'accomplir régulièrement ou à peu près. De sa plus ou moins grande régularité dépendrait celle de la segmentation, et le développement plus ou moins parfait de l'ébauche.

L'autre théorie est celle de BATAILLON (1912 et 1916), qui attribue le déclenchement de la segmentation à un phénomène de catalyse provoqué par le matériel inoculé, matériel dont la partie active serait purement nucléaire, d'où le nom de *caryocatalyse* donné à sa théorie.

D'après la première thèse, on interprètera la mortalité des ébauches simplement par des imperfections des clivages initiaux, laissant de plus ou moins grands territoires anucléés ou pourvus de plusieurs noyaux. Nous avons donné une grosse importance aux facteurs mécaniques, auxquels nous attribuons la plupart des morts précoces. Mais ils n'expliquent certainement pas tout : la mortalité des têtards bien conformés, d'apparence normale, qui cependant ne dépassent pas la métamorphose.

L'hypothèse de BATAILLON, est plus prudente dans son imprécision. Il semble bien qu'à ces têtards normaux, en faisant abstraction de tout préconcept finaliste, il manque quelque chose. Si le fait de leur régulation au point de vue nombre des chromosomes semble quelque peu opposé à l'hypothèse d'un déficit de la chromatine nucléaire et partant à celle de la caryocatalyse, il n'en reste pas moins à considérer l'idée d'une catalyse initiale et d'un facteur catalysant introduit, comme fort suggestive. A ce point de vue signalons l'intérêt présenté par un récent travail de M. PRENANT (*C. R. Soc. Biol.*, t. 85, 1921, p. 808). L'auteur constate la présence d'un oxydase dans le cytoplasme des spermatozoïdes de Prosobranches, alors que la même diastase fait totalement défaut chez les éléments femelles de ces Mollusques. C'est la première constatation rigoureuse venant appuyer l'idée déjà ancienne d'un apport de diastases par le spermatozoïde dans la fécondation normale. Etant donnée la richesse en diastases du cytoplasma des globules blancs, on peut se demander si le rôle des éléments inoculés par le stylet en parthénogénèse expérimentale ne consisterait pas en un apport de diastases, rôle catalytique qui se concilierait aisément avec l'hypothèse de BATAILLON.

Selon l'abondance ou la qualité de ces catalyseurs on comprendrait la mortalité plus ou moins grande dans tel ou tel cas, et en tout cas indépendante de la quantité de chromatine.

Régulations anormales. — L'étude des régulations anormales vient du reste confirmer cette hypothèse. Un premier groupe d'ébauches, présente en effet une régulation qui est certainement tardive, en raison de son manque de généralité.

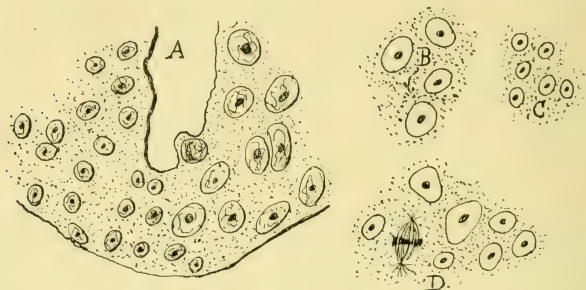


Fig. IX. — A, portion de la région inférieure de la corde dorsale. Les noyaux de droite sont plus de deux fois aussi gros que ceux de gauche. B et C, noyaux de la région vitelline. Une portion de cette même région où la taille des noyaux est inconstante $\times 300$.

Etudions comme exemple un têtard de 8 jours, d'aspect extérieur normal, chez lequel la majorité des cellules présente le nombre de chromosomes haploïde. L'épiderme est presque tout

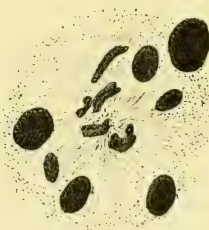


Fig. X. — Embryon hypochromatique. Vue polaire d'une division. 5 chromosomes divisés longitudinalement $\times 4000$.

entier constitué par des cellules ayant n chromosomes. L'axe nerveux, au niveau du cerveau présente sur sa moitié droite une zone importante avec de gros noyaux, ayant $2n$ chromoso-

mes (fig. IX, A). Dans la masse de cellules vitellines de la région intestinale, du côté gauche cette fois, on trouve de même un îlot à noyaux diploïdes (*id.* B) entouré de toutes parts par des noyaux haploïdes (*id.* C). On retrouve les mêmes îlots çà et là, dans diverses régions ; on les reconnaît facilement, même au faible grossissement, par suite de la densité des noyaux, plus forte là où se trouve le stock haploïde. Dans une région de cellules vitellines nous avons trouvé même une zone où, malgré l'apparence normale des mitoses, les diamètres nucléaires

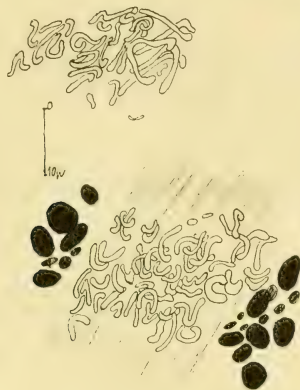


Fig. XI. — Embryon hyperchromatique. Deux dessins successifs d'une métaphase en vue oblique. Approximativement 80 chromosomes.

oscillent d'une taille à l'autre avec tous les intermédiaires (fig. IX, D).

Deux autres sortes d'anomalies, observées plus exceptionnellement que les précédentes, ont trait à des nombres soit plus petits, soit plus élevés que les nombres n ou $2n$.

Deux blastulas de 16 et 19 heures nous montrent un exemple du premier cas. L'une est particulièrement nette à cet égard : la majeure partie de ses cellules présente un nombre très faible de chromosomes, variant de 3 jusqu'à 9 (fig. X). Le reste de l'ébauche, incomplètement segmenté paraît avoir le nombre n . Dans la région normale le nombre des cellules est beaucoup

plus élevé qu'ailleurs. La longueur des fuseaux est plus faible que celle des fuseaux haploïdes.

L'exemple d'embryons à nombre plus grand que $2n$ nous est offert par une autre blastula du même âge (15 h. 30 d'évolution) qui présente des noyaux en division dans lesquels le nombre des éléments chromatiques s'élève à 8 ou 9 fois le nombre n . Sur la métaphase représentée ici seulement par 2 coupes (fig. XI) on compte de 80 à 100 segments. La taille et l'aspect de ceux-ci est normale, il n'y a parmi eux aucun bloc chromatique informe pouvant nous faire penser qu'il y a mélange avec de la chromatine introduite par le stylet. La dimension des fuseaux est élevée, mais sa longueur ne paraît pas directement proportionnelle au nombre des chromosomes. Le nombre des blastomères est à peine inférieur à celui des autres ébauches du même âge.

L'existence de ces ébauches anormales est particulièrement intéressante au point de vue de la Biologie Générale : elle marque l'identité probable du mécanisme régulateur dans les différents groupes, puisque, au moins pour ce qui concerne les ébauches à nombre de chromosomes plus grand que normal, la même anomalie se présente chez les Oursins (cf. p. 174), chez les Hyménoptères (p. 172) et chez les Oiseaux (p. 173).

CHAPITRE V

LE MÉCANISME RÉGULATEUR (I^{re} PARTIE)

1. Historique. Cas de l'oursin. Cas de la grenouille

E.-B. WILSON, à qui nous devons les premières recherches cytologiques importantes sur les œufs parthénogénétiques de l'Oursin (1901), a signalé l'existence chez certains œufs d'un stade dit *monaster*, caractérisé par un centre d'irradiation très important, qui ne se divise pas et autour duquel, régulièrement et cycliquement, à quatre ou cinq reprises, les chromosomes se segmentent, finissant ainsi par atteindre un nombre considérable. BOVERI (1905) revoit les monasters et les prend pour base d'une explication du doublement des chromosomes dans certains cas qu'il considère du reste comme exceptionnels. HERLANT (1914) et BRACHET (1916) ont repris plus récemment la même idée, et expliquent ainsi la possibilité d'une régulation.

Imaginons en effet qu'un traitement parthénogénétique convenable soit appliqué à l'œuf avant que le monaster n'ait fonctionné : la segmentation donnera naissance à un embryon ayant le nombre réduit. Si l'on retarde le moment d'action du même traitement, on pourra déclencher la segmentation après seulement que le jeu du monaster aura doublé le nombre, ou même qu'il l'aura quadruplé. On obtiendra ainsi des embryons ayant le nombre normal ou même un nombre double de celui-ci, c'est-à-dire ce qui se constate en réalité.

DRIESCH (1904) a accepté cette hypothèse, telle que la donnait déjà BOVERI, mais en doutant qu'elle parvienne à expliquer toujours la régulation. Pour lui en effet, et cet avis paraît aussi celui de WILSON, le monaster est un état pathologique. Il se demande comment expliquer par lui le nombre assez considérable des larves régularisées et leur caractère sain.

Il nous semble également possible de faire à cette hypothèse

de la régulation par l'intermédiaire des monasters, plusieurs reproches.

Cytologiquement on a toujours constaté que ce stade marque une impasse, que les œufs à monasters n'évoluent pas plus loin. C'est tout du moins ce qu'il ressort du travail de WILSON, de celui de BOVERI, de ceux plus récents de VERA DANCHAKOFF (1916) et de HERLANT (1919), c'est-à-dire de tous ceux qui ont étudié la question. L'hypothèse nous semble donc tout d'abord quelque peu gratuite.

D'autre part, à l'aide des méthodes de parthénogénèse employées chez l'oursin, toutes *méthodes à deux temps* (Méthode de LOEB, de DELAGE), il ne s'écoule jamais entre ceux-ci un intervalle suffisant pour que un ou plusieurs cycles monastériens puissent s'accomplir. On n'arrive pas non plus à comprendre, étant donnée la régularité que l'on connaît aux cycles astériens, que l'on puisse avoir dans le même élevage, autre chose qu'une seule variété d'embryons, soit à n , soit à $2n$, soit à un plus grand nombre de segments. L'expérience de DRIESCH (p. 174) donne, nous le savons, des résultats tout autres puisque côte à côte, on obtient des embryons à n , $2n$, $4n$, et intermédiaires.

L'hypothèse de BOVERI ne nous semble donc pas suffisante chez l'oursin.

Chez la grenouille, BATAILLON a retrouvé les monasters, HERLANT les a étudiés, et a décrit là les mêmes phénomènes que chez l'oursin : des cycles astériens réguliers par l'intermédiaire desquels le nombre s'élève régulièrement. Peut-on les invoquer pour expliquer la régulation ?

D'après HERLANT le cycle monastérien se décrit avec la même vitesse que celui d'une mitose normale. A notre température d'expérience (voisine de 13°) la première division n'a lieu qu'au bout de 4 heures, la deuxième au bout de 3 à 6 heures. Généralement au bout de 7 heures, les noyaux sont en division et vont donner 8 blastomères. Suivons la marche des phénomènes quand il se forme un monaster. 4 heures après l'activation, il est au repos avec le nombre $2n$ de chromosomes. Que pour une raison qu'il faudrait du reste préciser, le monaster fasse place à un diaster, et on aura au bout de 6 heures, de 3 heures même en prenant le chiffre le plus bas, et après seulement, 2 blastomères ayant $2n$ chromosomes. A 7 heures, nous

n'aurons pas plus de 4 blastomères qui ne commenceront pas encore à se diviser. En d'autres termes il doit exister, dans l'hypothèse du monaster, un *retard initial*, facile à percevoir, en raison de sa durée, qui doit être d'*au moins deux heures*. En fait, tous les retards que l'on observe ne dépassent pas une demi-heure. D'autre part nous savons que l'examen des coupes révèle au bout de 7 heures une morula aussi avancée que dans le cas normal, bien que ses noyaux soient régularisés. Nous nous sommes bornés ici au cas normal le plus favorable à l'hypothèse de BOVERI, si nous faisons le même raisonnement pour cet œuf étudié plus haut ayant une centaine de chromosomes, il ne devrait pas au bout de 15 h. 30 avoir plus de 16 blastomères alors qu'il en a au moins cinq fois autant.

Du reste, contre-partie de l'argument précédent, il existe dans nos élevages des œufs chez lesquels la segmentation s'est faite manifestement en retard sur celle des autres œufs, ce qui se reconnaît facilement, à la taille des éléments, en retard d'un clivage. Chez ces œufs il nous est arrivé de trouver parfois le nombre diploïde, mais tout aussi bien le nombre réduit.

Par l'étude des croisements hétérogènes réalisés avec des spermatozoïdes irradiés, et qui constituent parfois un véritable procédé de parthénogénèse, G. HERTWIG (1918) arrive, bien que moins explicitement, à une conclusion analogue (1). Il obtient aussi deux sortes de larves ayant le nombre n et le nombre $2n$ (établis par des mesures nucléaires). Dans une expérience où il est certain de ne pas avoir d'amphimixie, utilisant des spermatozoïdes irradiés pendant 4 h. 30 au mésothorium, il ne reconnaît pas de retard au début du développement des régularisés, et repousse également l'hypothèse des monasters.

L'hypothèse de BOVERI-HERLANT ne nous semble donc pas devoir être maintenue, tout du moins sous une forme aussi absolue. Qu'il arrive à la suite d'une cinèse avortée un doublement du nombre dans une cellule, cela nous paraît très vraisemblable,

(1) Dans certaines expériences G. HERTWIG reconnaît l'existence d'un retard initial, et constate que les œufs qui le présentent régularisent leur nombre de chromosomes. Rien ne lui prouve qu'il n'a pas eu là amphimixie : il opère en effet avec des spermatozoïdes peu altérés. Seule l'expérience que nous donnons dans le texte lui semble certaine à ce point de vue. Cependant PAULA HERTWIG dans la revue citée plus haut (p. 174, note 1) et que nous ne connaissons que depuis peu, dépassant les conclusions de son frère, ne tient pas compte de ses restrictions, et insiste beaucoup plus que lui sur l'hypothèse du monaster.

mais l'explication n'est pas générale et ne s'applique que dans des cas particuliers et sans doute aussi exceptionnels.

Dans le travail de LÉCAILLON, cité plus haut, et où l'auteur admet tout d'abord que la segmentation s'effectue avec le nombre diploïde, il semble au premier abord qu'il y ait régulation indéniable. En réalité, comme nous l'avons indiqué, le premier fait est discutable. LÉCAILLON l'interprète en supposant une absence de réduction numérique pendant la maturation des œufs vierges, hypothèse qui semble contredite par la constatation suivante.

SONNENBRODT (1908) qui étudie avec soin la maturation de la poule donne comme nombre réduit 11 ou 12, c'est-à-dire justement le nombre que LÉCAILLON considère comme diploïde. Comme d'autre part ce dernier auteur ne nous parle pas d'étude de témoins fécondés, le fait reste à vérifier. Par contre le second fait, indéniable celui-là, d'une augmentation du nombre jusqu'à des chiffres voisins de 100 est intéressant à considérer. L'auteur indique que l'augmentation est en rapport avec l'existence de figures pluripolaires, sans parler explicitement d'une relation de cause à effet entre la cinèse dérégulée et le nombre élevé de segments. Remarquons simplement qu'une mitose pluripolaire ne peut causer une augmentation du nombre dans une cellule fille, qu'au détriment d'une autre cellule. On devrait donc trouver, à côté des blastomères ayant le nombre augmenté, d'autres l'ayant diminué. LÉCAILLON ne semble pas l'avoir recherché. Nous ne reviendrons pas sur ce mécanisme, qui n'est non plus pas une impossibilité, mais ne doit fonctionner que dans des cas exceptionnels et pathologiques. Pas plus que le précédent il ne saurait expliquer la régulation totale et physiologique des œufs de Grenouille.

2. Le matériel étranger ⁽¹⁾

Avant d'aborder le mécanisme de la régulation du nombre, il convient d'envisager deux causes que l'on peut invoquer pour expliquer le phénomène de la Régulation.

(1) Nous employons ce terme vague de préférence à tout autre parce qu'il ne préjuge en rien de la nature active, cytoplasmique ou nucléaire, de ce que le stylet de platine introduit dans l'œuf.

On sait qu'en parthénogénèse naturelle il arrive que le second globule polaire ne soit pas émis par l'œuf, mais se refusionne avec le noyau femelle, selon l'exemple classique de l'*Artemia* étudiée par BRATER (1899), phénomène que plus récemment BÜCHNER (1911) a constaté chez l'étoile de mer, en parthénogénèse expérimentale cette fois. G. HERTWIG (1918) invoque cet exemple pour comprendre la régulation dans les expériences relatées plus haut.

BATAILLON a répondu lui-même à cette question et recherché le second globule polaire sur ses coupes. Il l'y a toujours retrouvé. Nous l'avons pour notre part constaté à deux reprises : c'est un travail difficile et c'est ce qui explique ce petit nombre. Mais, il est un autre argument plus important que nous pouvons faire valoir : c'est la variation du pourcentage des œufs régularisés au cours du développement qui exclut l'idée de l'autofécondation initiale. On sait d'autre part que chez l'oursin, les deux globules polaires sont émis avant que soit appliqué le traitement parthénogénétique.

BATAILLON a montré que la piqûre de l'œuf occasionnée par le stylet de platine n'agissait pas comme simple traumatisme physique, mais introduisait dans l'œuf un certain *matériel étranger*, sans lequel le développement est totalement impossible.

N'y aurait-il pas contribution directe de ce matériel au doublement du nombre par suite d'une fusion de ce matériel avec le pronucléus femelle, à condition que ce soit un produit d'origine nucléaire. ?

A priori on peut s'attendre à ce phénomène : les expériences de croisement hétérogène type *Sphaerechinus* $\times$ *Chactopterus*, montrent à GODLEWSKY qu'il peut dans ce cas y avoir amphimixie avec augmentation du nombre, sans préjuger du reste de ce qui se passera par la suite. On sait d'autre part que l'augmentation du nombre a lieu chez l'oursin, les insectes ou la poule sans la moindre amphimixie : on peut donc s'attendre tout aussi bien à une non-contribution.

Faisons tout d'abord connaissance avec le matériel étranger, sans nous inquiéter de son rôle en tant que déclancheur du développement.

BATAILLON l'a présenté comme un noyau de leucocyte, et l'a pris pour base de son hypothèse de la caryocatalyse (1912). Il

lui est arrivé même de le retrouver presque intact à l'extrémité de la trainée pigmentée qui marque l'emplacement de la piqûre (1919). Le plus souvent il s'agit d'un ou de plusieurs blocs chromatiques sans forme bien reconnaissable, qui s'entourent d'un grand nombre d'asters accessoires. Il nous est arrivé de retrouver dans nos œufs des érythrocytes parfaitement reconnaissables (fig. XII), dont le cytoplasma semble parfois en voie de dissolution dans l'œuf, le noyau étant en pycnose. Nous figu-



Fig. XII. -- Matériel inoculé en voie de division? En A un érythrocyte de grenouille au même grossissement, à titre de comparaison. Remarquer l'identité de taille existant entre cet élément et celui compris en B dans le matériel inoculé $\times 900$.

rons un de ces groupes où l'on reconnaît très nettement au moins deux érythrocytes. A titre de comparaison nous avons dessiné un de ces éléments normaux en A, au même grossissement. Nous avons également observé un noyau de leucocyte parfaitement reconnaissable à sa forme en bissac, et entouré d'une zone cytoplasmique acidophile où se retrouvent d'autres blocs en voie de dissolution (Pl. I, fig. 11).

Comme l'indique BATAILLOX, souvent le matériel étranger est,

lors du premier clivage isolé du reste de l'ébauche par un sillon spécial (division en 3) (Fig. XIII). Néanmoins le reste de l'œuf évolue parfaitement et peut aboutir à une blastula partielle, accolée au blastomère isolé, qui est incapable de développement. Il n'y a donc certainement pas d'amphimixie. On constate que, au cours du clivage le matériel ne disparaît pas : nous l'avons retrouvé au bout de 24 heures à peu près intact isolé sur un blastomère spécial.

Nous ajouterons à la constatation de BATAILLON que dans les blastulas partielles il peut y avoir ou non régulation.

BATAILLON fait valoir un argument d'ordre physiologique cette fois : les œufs de *Bufo* fécondés par du sperme de *Rana temporaria* ne se développent jamais plus loin que la blastula. Or dans ce cas il y a amphimixie. Comme au contraire les œufs piqués par du sang de grenouille sont capables de se développer parfois très longtemps, il lui paraît que ce fait n'est possible que s'il n'y a pas eu amphimixie.

Il y a cependant des exceptions intéressantes. Tout d'abord, il arrive que, sous l'influence des asters accessoires dont il est toujours entouré, le matériel étranger se divise, tout à fait irrégulièrement d'ailleurs. La division ; simple séparation mécanique de sa masse, fournit deux ou plusieurs fragments qui peuvent même s'isoler sur des blastomères spéciaux.

Parfois les divisions du bloc chromatique se produisent entre un nombre considérable de pôles. Il arrive, principalement quand l'évolution de l'œuf est déjà avancée (blastula ayant 15 ou 16 heures d'évolution), que des chromosomes se répartissent sur ces fuseaux compliqués, associés à des blocs informes (Fig. XIV). Cette transformation est-elle susceptible de se continuer et de mener à des cellules normale, le fait paraît bien improbable et nous pensons plutôt que la chromatine étrangère doit finir par être éliminée, comme GODLEWSKY le signale chez l'oursin dans les fécondations hétérogènes.

Nous avons constaté sur une morula de 16 heures une figure

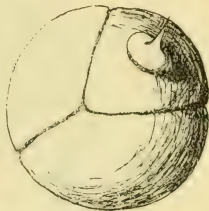


Fig. XIII. — Œuf parthénogénétique divisé en trois. Remarquer l'extraovatsur l'emplacement de la piqure $\times 18$.

intéressante à ce point de vue (Fig. XV). Le retour polaire est achevé presque complètement mais contrairement à ce qui a lieu normalement, les enclaves ne sont pas revenues sur l'équateur du fuseau, dont les fibres achromatiques sont encore renflées en forme de tonnelet. Tandis que sur la moitié de la figure représentée à droite, les anses chromatiques ont l'aspect normal, à l'exception d'une seule située dans la couronne supé-

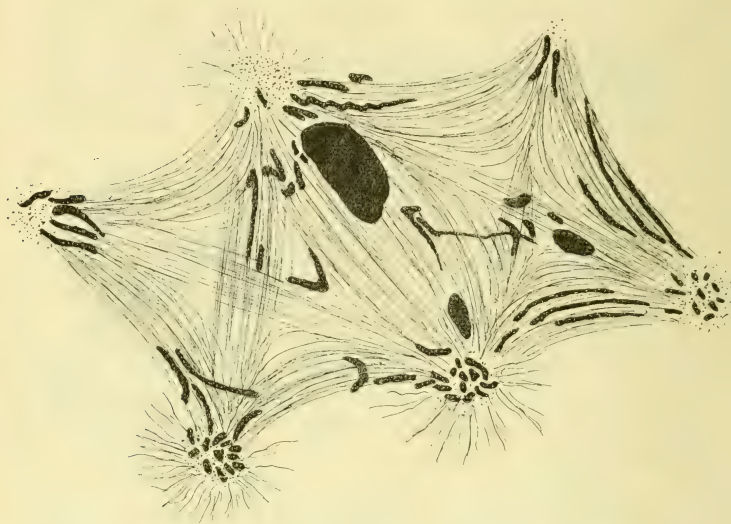


Fig. XIV. — Division irrégulière du matériel inoculé. Remarquer la présence de blocs informes et de sortes de chromosomes. La figure comporte encore 3 autres pôles dans un autre plan $\times 500$.

rieure et qui est beaucoup plus épaisse que les autres, la partie gauche du fuseau est occupée dans la région de l'équateur par une série de blocs chromatiques dont certains s'étirent plus ou moins vers les pôles. Il y a certainement là un reste de matériel étranger, peut-être éliminé par la cellule, mais dont cependant certains éléments semblent prendre part à la division au même titre que les segments normaux. Aucun des autres noyaux de l'ébauche ne semble présenter le même phé-

nomène. Si donc, comme cela semble le plus normal, la figure dénote une amphimixie antérieure, celle-ci n'a pas eu lieu au début de la segmentation, mais plutôt tardivement, dans un seul blastomère. A moins qu'il n'y ait eu formation de novo de chromatine en rapport avec le caryoplasme du noyau inoculé, hypothèse moins vraisemblable que la précédente.

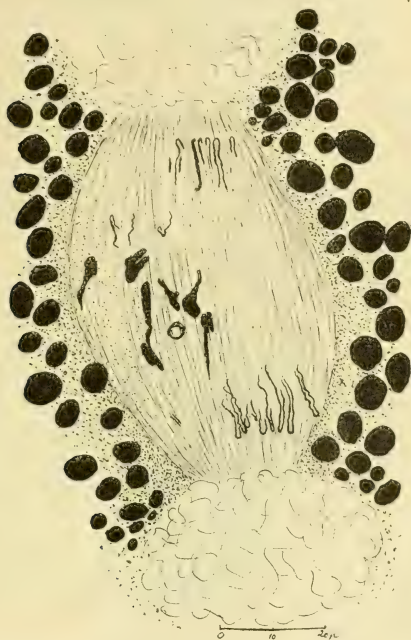


Fig. XV. — Anaphase montrant à côté de chromosomes normaux des blocs informes ou des chromosomes provenant du matériel inoculé.

Nous avons observé par contre un autre cas où l'amphimixie semble s'être produite de bonne heure dans le développement. Une blastula partielle, du même âge que la précédente nous a montré dans la plus grande partie de ses éléments une série de troubles de segmentation qui rappellent ceux de l'œuf précédent avec en plus un caractère de généralité assez prononcé.

Presque toutes les divisions sont irrégulières soit parce que le nombre de leurs pôles est plus élevé que d'habitude (3,4 et plus), soit parce que les éléments chromatiques normaux sont en faible proportion, étant accompagnés par des blocs anormaux plus ou moins gros. Le nombre des chromosomes des mitoses à peu près normales est inférieur au nombre n . Enfin les noyaux au repos présentent eux-mêmes des particularités curieuses. Certains montrent un volumineux nucléole très chromatique qui ne se trouve jamais dans les autres œufs (Fig. XVI, A), d'autres plus rares possèdent deux parties distinctes

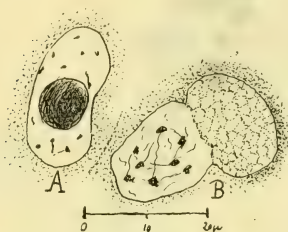


Fig. XVI. — Noyaux exceptionnels provenant d'un œuf où il y a eu fusion du pronucléus avec le matériel étranger. En A nucléole exceptionnel. En B noyau mixte ayant deux parties distinctes.

par l'aspect que leur a donné le fixateur : l'une plus foncée, occupée par un réseau à mailles fines, complètement dépourvue de blocs chromatiques. Au contraire ceux-ci abondent dans la partie voisine beaucoup plus claire, et dont le réseau est à grandes mailles (Fig. XVI, B). Il semble que l'on saisisse ici directement l'existence d'une différence de composants. Sans aucun doute possible l'œuf en question a dû de très bonne

heure avoir son matériel nucléaire fusionné à celui qu'a introduit le stylet, et bien qu'il s'agisse de matériel provenant de la même espèce — l'œuf a été piqué avec du sang de Grenouille —, il y a incompatibilité entre les substances chromatiques de ces éléments.

Quoiqu'il en soit, il ne semble pas que le fait soit commun. Si l'amphimixie existe dans certains cas exceptionnels, elle n'a pas d'influence sur le nombre des segments chromatiques.

A cette restriction près, le matériel étranger ne joue aucun rôle direct, sans préjuger, bien entendu de son rôle possible de catalyseur.

CHAPITRE VI

LE MÉCANISME RÉGULATEUR (SECONDE PARTIE)

1 L'augmentation de la chromatine nucléaire dans les noyaux haploïdes

A. *Noyaux géants et division anaphylactique.* — La régulation s'effectuant encore au moins pendant le début de la segmentation, nous avons cherché à en surprendre le mécanisme. Dans cette voie nous n'avons recueilli que peu de documents,

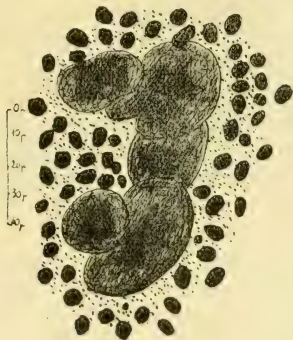


Fig. XVII. — Noyau géant.

mais assez importants cependant pour nous permettre de choisir entre les diverses possibilités théoriques, celle qui répond le mieux aux faits.

Le premier document est du domaine de la pathologie cellulaire, et a trait aux *noyaux géants* que nous avons signalés en 1920. Ces noyaux (fig. XVII), se rencontrent dans des

conditions assez diverses, mais généralement dans des œufs ou des portions d'œufs périlicitant nettement. Ils semblent s'être formés aux dépens des noyaux ordinaires qui ont grossi, sans se diviser, jusqu'à devenir énormes. Ils sont extrêmement chargés en chromatine et représentent certainement la substance de très nombreux noyaux. Nous avons pensé tout d'abord que ces éléments étaient en rapport avec le matériel étranger inoculé dans l'œuf. Il n'en est certainement rien, nous les avons observés également chez des embryons obtenus à l'aide de solution salines hypotoniques, c'est-à-dire dans un cas où il n'y a eu aucun matériel figuré introduit dans l'œuf. Ils semblent plutôt comparables aux noyaux qui accompagnent les monasters, avec cette différence que n'en ayant jamais trouvé manifestant une activité mitotique quelconque, nous pensons que leur grossissement a dû être continu. En tout cas ils nous montrent une augmentation certaine de la quantité de chromatine du noyau.

Le deuxième et dernier document a trait à un phénomène plus normal. Un embryon de 16 heures d'évolution, ayant le nombre haploïde de chromosomes, montre, au moment du retour polaire, une *division anaphasique* particulièrement précoce et nette (fig. XVIII).

Ayant déjà étudié des centaines de divisions au même stade et qui ne présentaient rien d'analogue, le fait nous a quelque peu surpris. Nous avons repris nos préparations dans un but de vérification en y recherchant les mêmes figures. Aucun œuf régularisé ne nous a montré rien de semblable, même tout à fait à la fin de la division. Par contre nous avons retrouvé un clivage anaphasique dans un autre œuf non régularisé ⁽¹⁾ (Pl. II, fig. 15). Une couronne anaphasique en vue polaire montre avec une grande netteté ses anses divisées, mais beaucoup plus intimement appariées que dans la première. Il s'agit aussi d'une anaphase moins avancée.

Nous avons donc deux cas dans lesquels par une seconde division au cours de la même mitose, le nombre des anses se trouve doublé. On pourrait imaginer facilement que les anses résultant de la division se séparent les unes des autres,

(1) Nous croyons également l'avoir constaté chez un de nos œufs à nombre très faible de chromosomes, mais nous n'avons pu décider avec certitude s'il s'agit d'une division anaphasique ou d'un clivage prophasique précoce (fig. X).

et l'on aurait une cellule avec le nombre normal d'anses chromatiques, telle serait tout au moins, l'hypothèse la plus simple qui vienne à l'esprit. Reste à savoir ce que vont devenir ces anses anaphasiques pendant la fin de la division.

B. *La télophase dans les mitoses de segmentation de l'œuf de grenouille.* — Les anses chromatiques arrivant à l'extrémité du fuseau, dans la zone vacuolaire et très large primitivement qui représente l'emplacement des sphères attractives devenues indistinctes (Pl. II, fig. 13), sont très écartées les unes des autres,



Fig. XVIII. — Division anaphasique dans un œuf ayant le nombre réduit.

éloignées souvent de plusieurs microns. On les voit alors se gonfler chacune pour son propre compte (fig. XIX). Bientôt elles sont devenues de petits cordons irréguliers qui conservent la longueur primitive des chromosomes, mais perdent leur aspect massif. Ce sont des vacuoles allongées remplies d'un liquide clair qui peu à peu devient acidophile. Elles sont bordées par une paroi encore épaisse. Le gonflement continue ; la paroi des vacuoles s'amincit de plus en plus, présentant cependant çà et là des parties qui restent épaisses et vivement safranophiles ;

résidus chromatiques qui disparaissent ensuite progressivement. Si l'on a sous les yeux une coupe transversale de l'anaphase, on peut compter avec une netteté parfois très grande autant de vacuoles qu'il y avait de chromosomes précédemment (Pl. II, fig. 16 A), chaque vacuole étant complètement dépourvue de corps figurés dans son intérieur. De plus en plus elles tendent à prendre la forme sphérique, mais se gênent mutuellement les unes les autres, et il en résulte des fusions (fig. 16 B). Le nombre des masses diminue progressivement, finalement il n'y en a plus qu'une, irrégulière, boursouflée, ne renfermant rien dans son intérieur qu'un liquide qui se colore

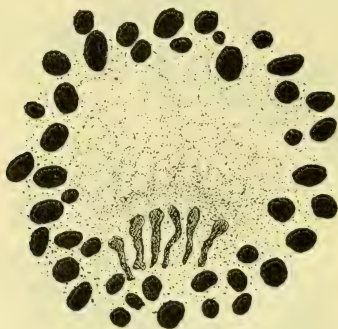


Fig. XIX. — Début de télophase $\times 4000$.

difficilement, et limitée extérieurement par une membrane extrêmement tenue : C'est le noyau au repos (fig. 16 C).

La télophase est donc ici avec une netteté particulière, une véritable dissolution de la substance chromatique, non pas à l'intérieur d'une membrane nucléaire reformée à l'avance, mais une dissolution dans le mélange earyoplasme-cytoplasme, et dont résulte la formation de la membrane, qui semble n'être en fin de compte qu'une pellicule de tension superficielle entre deux milieux non miscibles ⁽¹⁾.

(1) Considérer la membrane nucléaire comme une simple pellicule de tension superficielle peut sembler discutable. On connaît en effet des cas où la membrane nucléaire au lieu d'être une simple pellicule présente une épaisseur indéniable, et peut même être colorée à l'aide d'une technique appropriée.

On sait tout le parti qu'a voulu tirer au point de vue théorique A. DEHORNE des divisions anaphasiques constatées par lui dans les éléments sexuels et somatiques de certaines Annélides, et à la suite desquelles il aurait suivi les anses divisées et apparées pendant tout le repos mitotique, pour les voir se séparer ensuite sur le fuseau de la division suivante.

Rien de semblable ici, la disparition des anses chromatiques est complète. Du même coup *la division anaphasique se dépouille de son caractère de finalité apparente*. Le nombre des chromosomes résultant de la division anaphasique dans nos gastrulas parthénogénétiques ne peut rien signifier directement, concernant celui qui apparaîtra au début de la division suivante. Par contre, ce que la division anaphasique prouve parfaitement, de même que précédemment les noyaux géants, c'est un *excès indéniable de la quantité de chromatine nucléaire* par rapport aux autres noyaux à n éléments, excès qui dénote en toute évidence que chez certains œufs a nombre haploïde son augmentation a été plus rapide que chez les autres, et surtout que chez les œufs régularisés. Cet excès se traduit à l'anaphase par un doublement du nombre, qui n'a en lui-même aucune importance immédiate puisque les éléments qu'il fournit disparaissent ensuite, mais qui vient nous renseigner sur la richesse du noyau en chromatine.

2. Possibilité physico-chimique de l'augmentation de la chromatine nucléaire chez les noyaux haploïdes

A. *Les réserves de chromatine de l'œuf*. — On sait que pendant la durée de la segmentation de l'œuf, la masse des noyaux ne cesse de s'accroître, sans doute aux dépens de la masse cyto-

Le fait s'explique facilement au point de vue physique par la loi de l'*adsorption*. D'après GIBBS, si un corps dissous abaisse la tension superficielle d'un solvant, il tend à s'accumuler à sa surface. C'est l'*adsorption* positive. Or l'accumulation peut aller jusqu'à déterminer la précipitation du corps dissous, à la surface, sous la forme d'une membrane plus ou moins épaisse. A titre d'exemple, citons le cas du violet de gentiane et d'autres colorants analogues qui abaissent la tension superficielle de l'eau et dont les solutions aqueuses se recouvrent à la longue d'une telle membrane, bien connue des histologistes.

Comme le noyau est une solution complexe, il est très possible qu'il s'accumule à sa surface, dans des conditions certainement très particulières, mais que l'on peut prévoir à l'avance, une membrane ayant une origine analogue.

plasmique (GODLEWSKY 1908). Il semble que la quantité d'acide nucléique, composé le mieux défini parmi les produits nucléaires, doive augmenter proportionnellement dans l'œuf, vraisemblablement par suite d'une synthèse. Or il est possible de caractériser chimiquement l'acide en question, par exemple en dosant son Phosphore ou son Azote purique. MASING (1910) puis SCHAKELL (1911) se sont livrés tous deux à cette étude chez l'oursin, obtenant indépendamment l'un de l'autre des résultats concordants. MASING effectue les dosages ci-dessus indiqués tantôt avant la fécondation, tantôt après elle et avant la segmentation, tantôt enfin chez l'embryon ayant de 500 à 1.000 éléments. Ses résultats sont particulièrement curieux. En effet la fécondation qui double cependant le volume nucléaire, n'augmente que de $1/8$ la quantité d'acide nucléique de l'œuf. A partir de là, cette quantité reste constante pendant tout le début de la segmentation ⁽¹⁾, elle ne semble augmenter que très tard. La conclusion qui se dégage de son travail est que, *pendant toute la première segmentation, l'œuf n'effectue aucune synthèse de chromatine*, l'acide nucléique qu'il utilise pour augmenter sa masse nucléaire, existe déjà dans l'œuf non segmenté où elle est vraisemblablement contenue dans le cytoplasma. D'après ces chiffres il est facile de connaître relativement la valeur de cette réserve cytoplasmique. En effet après la fécondation le noyau de l'œuf se trouvant doublé, on peut admettre qu'il renferme autant d'acide nucléique que le noyau mâle, soit également $1/8$ de la masse totale. Les $3/4$ de la masse totale se trouvent donc dans le cytoplasme. Sous quel état s'y trouvent-ils ?

B. *Solubilité de la chromatine dans le cytoplasme.* — La chromatine des histologistes n'est pas un composé chimique nettement défini. Il est malaisé de dire à quel produit elle correspond exactement.

Après fixation, il semble que la chromatine soit constituée tantôt par un nucléoprotéide, tantôt par une nucléine, tantôt enfin par de l'acide nucléique, selon l'activité chimique plus ou moins grande des réactifs employés. La chromatine du matériel

(1) FAURÉ-FRÉMIET a fait également une constatation analogue chez l'*Ascaris* (*Arch. Anat. Microsc.*, t. 15, 1913).

frais serait un nucléoprotéide qui se dissocierait par la fixation en ses éléments, selon le schéma de KOSSEL (*Nucléoprotéide* = *Albumine* + *Nucléine*, *Nucléine* = *Albumine* + *Acide nucléique*). Tous ces composés sont au moins légèrement solubles en milieu alcalin. Or, on sait que telle est la réaction normale du protoplasme.

On connaît du reste un certain nombre de faits, où l'on peut interpréter comme une dissolution très lente la disparition de fragments de chromosomes dans le cytoplasme. Tel par exemple la disparition chez l'*Ascaris* des fragments de chromosomes qui s'éliminent du noyau pendant les divisions de diminution (transformation de cellules de la lignée germinales en cellules somatiques).

Il faut donc admettre que la chromatine est, au moins sous une faible part, soluble dans le cytoplasme. Il y a là une propriété très intéressante à considérer.

Au point de vue théorique en effet, une solubilité faible de la chromatine dans le cytoplasme paraît nécessaire pour comprendre au début de la cinèse la lenteur de l'apparition des chromosomes ainsi que celle de leur disparition à la télophase. Suivons à ce point de vue l'exposé de DELLA VALLE (1912). Au moment de la mitose, la chromatine forme une phase distincte vis-à-vis du protoplasma cinétique, c'est-à-dire avec le mélange cytoplasme-caryoplasme. Entre les mitoses, elle est dissoute dans le caryoplasme, forme donc une phase homogène avec lui, distincte du reste du cytoplasme.

Quelle est l'origine de cette différence? Il s'arrête à cette hypothèse qu'elle doit consister en un élément X, substance perturbatrice de l'équilibre intercinétique, qui, augmentant dans la cellule, détermine en même temps un accroissement de la solubilité du caryoplasme dans le cytoplasme. Il en résulte tout d'abord le gonflement du noyau, puis progressivement l'apparition de la chromatine qui se sépare en une phase distincte, étant moins soluble dans le mélange que dans le caryoplasme seul. La membrane se dissipe ensuite dès que le mélange cyto-caryoplasme a atteint la même concentration dans le noyau et en son voisinage immédiat. Enfin la disparition de l'élément perturbateur dans la deuxième partie de la mitose produit des phénomènes inverses qui rendent compte de la dissolution télophasique.

La chromatine, peu soluble dans le cytoplasme, doit s'y trouver en toute vraisemblance sous forme figurée.

C. *La chromatine intracytoplasmique ou cytochromatine.* — Par des méthodes purement cytologiques cette fois, on a pu mettre en évidence dans le cytoplasme des œufs vierges une certaine quantité de chromatine. JANINA BURY (1913) a ainsi reconnu dans le cytoplasme de l'œuf d'oursin des corps figurés ayant les caractères de coloration de la chromatine. Au cours de la segmentation elle a pu suivre ces éléments et les voir diminuer

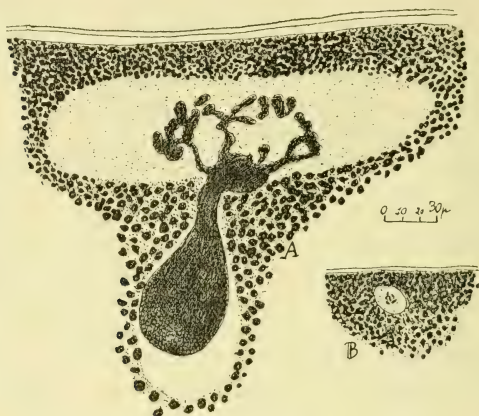


Fig. XX. — Disparition de la vésicule germinative dans le cytoplasma de l'œuf. En A accomplissement du phénomène. En B son résultat.

progressivement pour enfin disparaître. VERA DANCHAKOFF (1916) a retrouvé ces mêmes formations qu'elle considère également comme de la chromatine extranucléaire. L'auteur semble ignorer les recherches de MASING, ce qui donne encore plus de valeur à ses constatations ⁽¹⁾.

Chez la grenouille, BATAILLOX a trouvé il y a déjà longtemps (1903) chez des œufs se divisant après activation par les solutions salines, des granulations intracytoplasmiques qui lui ont

⁽¹⁾ HERLANT (1919) a contesté les observations de DANCHAKOFF, sans du reste apporter la preuve du contraire.

paru être de la chromatine formée *de novo* dans l'œuf. Rien de surprenant qu'il s'agisse là aussi de chromatine normalement présente dans le cytoplasme. Nous avons nous-mêmes constaté en suivant la disparition de la vésicule germinative lors de la maturation des mêmes œufs (fig. XX) que le contenu de l'énorme vésicule devenu une masse pâteuse très basophile se déverse à un moment donné dans le cytoplasme où il finit par disparaître. Il ne subsiste de l'énorme noyau qu'une toute petite plage renfermant les chromosomes et sur laquelle s'organiseront les fuseaux de figures polaires. Sans admettre que toute la masse déversée soit de la chromatine (elle est constituée surtout par des nucléoles), il est vraisemblable qu'elle en renferme au moins une certaine quantité, qui, si elle n'est pas l'origine même de la chromatine cytoplasmique contribuera toujours à en accroître la masse.

Telles étaient nos connaissances sur cette question de la chromatine extranucléaire au moment de la rédaction de ce travail : tout récemment (1921) deux travaux importants sont venus les enrichir. Le premier a trait justement au matériel qui nous intéresse directement ici : FAURÉ-FRÉMIET et DU VIVIER DE STREEL analysant chimiquement l'œuf de *Rana temporaria* y reconnaissent l'existence de nucléoprotéides dans le cytoplasme, sous la forme de tablettes vitellines. Dans un second travail FAURÉ-FRÉMIET seul, retrouve ces mêmes nucléoprotéides sous forme analogue dans l'œuf de *Sabellaria alveolata*. L'existence de chromatine dans le cytoplasma des œufs paraît donc avoir une certaine généralité, qui vient incontestablement à l'appui de notre exposé. L'existence de cette chromatine extranucléaire *sous forme figurée*, à l'état de plaquettes vitellines présente également un gros intérêt.

D. *L'équilibre Cytochromatine — Cargochromatine.* — Etant donnée la solubilité de la chromatine dans le cytoplasme, la présence de ces plaquettes nous indique une saturation du cytoplasme vis-à-vis de la chromatine qui y est contenue. D'autre part ainsi que J. BURY l'a constaté directement chez l'Oursin, cette saturation va sans cesse diminuant, en même temps que l'œuf qui se segmente activement, augmente sa masse nucléaire.

Il nous semble que ces deux variations en sens inverse : diminution de la chromatine dans le cytoplasme, augmentation

de la chromatine nucléaire, ne sont autre chose que *la manifestation d'un équilibre en voie d'établissement entre les deux portions de la chromatine de l'œuf*.

BERTHELOT et JUNGFLEISCH ⁽¹⁾ ont montré que si l'on dissout une même substance dans deux solvants non miscibles, par exemple de l'iode dans l'eau et le sulfure de carbone, le rapport des concentrations de la substance dissoute dans les deux milieux est constant : $\frac{C_1}{C_2} = K$. C'est là un cas particulier de la loi de Distribution, qui se désigne sous le nom de *Loi de partage*.

Cette relation simple se complique quand il se produit soit une combinaison entre la substance dissoute et l'un seulement des solvants, soit quand le corps dissout se présente dans l'un des solvants avec un état moléculaire différent de celui présenté à l'intérieur de l'autre. Dans ces cas particuliers, seuls entrent en ligne de compte dans l'établissement de l'équilibre les molécules non combinées ou non transformées. La relation devient : $\frac{(C_1 - x)^2}{C_2 - y} = K'$, ou x et y représentent les nombres des molécules combinées ou transformées ⁽²⁾.

Comme nous ne savons pas, à tout prendre, si la chromatine se trouve exactement sous la même forme dans le cytoplasme et le noyau, il est bon de s'attendre à une complication plus grande ⁽³⁾. Il existe du reste une autre cause de divergence avec la loi de partage. Nos solvants sont des colloïdes ⁽⁴⁾, la substance dissoute en est également un. Or la diffusion des colloïdes dans les colloïdes est extrêmement lente, et, même en invoquant les mouvements du cytoplasme qui doivent la favoriser, il semble que l'état d'équilibre sera très long à atteindre. Le facteur *temps*, qui n'a qu'un rôle accessoire dans un équilibre de solutions ordinaires devient important dans notre maté-

(1) BERTHELOT et JUNGFLEISCH, *Ann. de Chim. et Phys.*, T. 26, 1872.

(2) Pour plus de détails, voir les *Traité de Chimie Physique*.

(3) Il est probable que tel est bien le cas, puisque, au moment de la division, quand le noyau est disparu, et que, dans la cellule, le milieu caryo-cytoplasme est devenu l'unique phase continue, les formes figurées des chromosomes et des plaquettes vitellines ne sont pas identiques.

(4) C'est-à-dire des milieux hétérogènes. Cependant, étant donnée l'existence d'une phase continue, il semble que l'on puisse faire abstraction des phases dispersées qu'elle tient en suspension, et, malgré leur importance puisque la taille de leurs granules varie de la micelle colloïdale jusqu'à la plaquette vitelline, admettre que, rapidité en moins, tout se passe approximativement comme en milieu homogène.

riel biologique. D'autre part, la masse nucléaire augmente sans cesse, soit entre les divisions, soit par leur effet : l'un des deux milieux considérés ne cesse de croître en importance. Il en résulte que l'équilibre ne peut être que relatif, au moins dans les conditions normales ; il l'est d'autant plus que la segmentation est plus rapide. Pour plus de simplicité dans notre exposé, nous y négligeons cette complication et raisonnons comme si la masse nucléaire était fixe, ce qui du reste n'altère pas la marche des phénomènes considérés.

Ces restrictions faites, il semble que nous puissions envisager sur ces bases la possibilité d'une relation entre les deux chromatines et comprendre ainsi par ce mécanisme purement physique, qui s'applique d'ailleurs aussi bien à l'œuf parthénogénétique qu'à l'œuf fécondé, une augmentation de la chromatine du noyau au repos.

Il est important cependant de faire ici une distinction. La relation décrite se conçoit facilement, si elle se passe entre les deux chromatines, tant qu'elles se trouvent dans deux milieux non miscibles, c'est-à-dire entre les périodes de division. Que va-t-il se passer pendant la mitose ?

Au moment de la prophase un important changement se produit (cf. p. 207). On voit se séparer un nouveau milieu sous la forme des chromosomes, tandis que le cytoplasme et le caryoplasme deviennent miscibles, phénomène qui a pour conséquence la disparition de la membrane nucléaire. Les chromosomes apparaissent ainsi, constitués vraisemblablement par une phase riche en chromatine tenant en dissolution une quantité variable de karyo-cytoplasme, comme nous autorise à le penser l'existence du *substratum achromatique*, maintes fois attribué aux chromosomes ⁽¹⁾.

Dans ce nouveau système, *karyocytoplasme saturé de chromatine*, *chromatine saturée de karyocytoplasme*, il ne semble pas que l'on puisse envisager, au point de vue théorique, une augmentation quelconque de la chromatine des chromosomes aux dépens de celle du milieu qui les entoure, en admettant, qu'il n'y a pas en même temps synthèse de chromatine (cf.

(1) Remarquons qu'il s'agit parfois sans doute aussi d'une albumine ou d'une histone séparée du nucléoprotéide primitif par l'action du réactif fixateur (cf. p. 207).

p. 206) et que les conditions extérieures restent les mêmes. Nous sommes en présence d'un cas analogue à celui d'un cristal placé dans sa solution saturée, à température constante.

En fait il semble bien qu'il en soit ainsi. Nous avons conservé pendant 2 mois (du 18 février au 20 avril 1921), à une température inhibant la ponte (de $+ 1^{\circ}$ à $+ 5^{\circ}$), des grenouilles ayant leurs œufs dans l'utérus. Pendant tout ce temps leur figure d'émission du second globule polaire est restée en métaphase, et les chromosomes fixés après cette longue période se sont montrés identiques à ceux tirés des figures normales.

La métaphase, sinon une grande partie de la mitose, correspond donc à une phase d'équilibre rigoureusement stable, pendant lequel les échanges de chromatine font défaut.

Cependant, cet état ne se réalise pas brusquement : nous pouvons prévoir une période de transition, au début de la prophase, au moins pendant tout le temps qu'il existe encore une membrane nucléaire. Il est vraisemblable que alors, la possibilité des échanges doit subsister, de plus en plus restreinte à mesure que l'on se rapproche de la métaphase. Il est même possible, étant donnés les mouvements du cytoplasme, exagérés à ce moment par le développement des asters, que cette possibilité d'augmentation ne soit pas négligeable (Cf. plus bas, p. 215).

Cet exposé théorique nous amène donc au point même où nous ont amené les faits. L'augmentation de chromatine s'observe et se conçoit assez facilement. Reste à envisager ses relations avec l'augmentation du nombre des chromosomes dans l'œuf parthénogénétique.

3. La division longitudinale normale et le nombre des chromosomes

La constatation d'une division anaphasique dans certaines de nos ébauches à nombre haploïde, division qui ne semble différer que par son époque de la division longitudinale normale, nous amène à envisager le mécanisme de celle-ci. Sans vouloir reprendre complètement cette question développée abondamment par DELLA VALLE (*l. c.* p. 212 et suiv.) nous nous bornons à indiquer les résultats auxquels il parvient.

Les chromosomes doivent être soumis à la *loi de taille limite*, c'est-à-dire que, une fois une certaine taille maxima atteinte, ces éléments se divisent en deux nouveaux, suivant une direction constante, déterminée sans doute par leur structure moléculaire, et certainement pour des raisons purement physiques.

La plupart des formations cellulaires sont soumises à cette loi : il en est ainsi, par exemple, pour les grains de vitellus, les éléments des fibrilles musculaires, les cristaux de Reinke, les chondriosomes et les leucites végétaux.

Rappelons à ce point de vue une expérience de physique qui montre l'existence de cette loi dans le domaine inorganique.

Si l'on verse du Mercure progressivement sur une surface de verre ou de porcelaine strictement polie et horizontale, on forme une goutte qui est d'abord sphérique, sa tension superficielle étant suffisante pour équilibrer l'action de la pesanteur. A mesure que la taille de la goutte augmente, la surface croissant moins vite que le volume, et que la masse qui lui est proportionnelle, la tension superficielle ne peut plus équilibrer l'autre force : la goutte se déprime. On arrive ainsi à une taille limite à partir de laquelle, quelles que soient les précautions prises, la goutte ne pourra plus grossir, elle se divisera en deux ou plusieurs autres. On voit par cette expérience qu'une variation continue de l'énergie de surface (produit de l'élément de surface par la tension superficielle) peut se traduire obligatoirement par une variation discontinue de la surface du système. L'expérience est grossière, elle ne donne qu'une image simple ; il faut penser que la division des chromosomes provient d'un mécanisme analogue mais cependant plus compliqué (cf. DELLA VALLE, *l. c.*).

Dans de telles conditions, le nombre des chromosomes dépend d'une certaine relation existant entre la quantité absolue de chromatine nucléaire et la valeur de la taille moyenne des éléments chromatiques. Par exemple, si un noyau renferme 100 μ^3 de chromatine, et que la taille moyenne d'un segment chromatique soit de 10 μ^3 , il renfermera 10 chromosomes. Doublant la quantité de chromatine, on doublera le nombre (DELLA VALLE 1909).

Le nombre apparaît ainsi comme résultant du quotient $\frac{Q}{q}$ où Q représente la quantité totale de la chromatine nucléaire, q la quantité correspondant à la taille moyenne d'un élément.

CHAMPY (1913) a objecté que dans de telles conditions deux noyaux, également colorables à l'état de repos, mais de tailles distinctes, devraient avoir des nombres distincts de segments alors que l'on constate qu'ils ont le même nombre approximativement. DELLA VALLE a répondu à une objection analogue de NEMEC en faisant ressortir l'impossibilité de vérification inhérente à l'affirmation ci-dessus : il faudrait pouvoir compter le nombre des chromosomes que fournira à la division suivante le noyau dont on trouve sur sa coupe colorée le volume aberrant. Quoi qu'il en soit, si nous substituons la notion de *concentration de la chromatine* à celle de sa *quantité absolue*, l'objection tombe d'elle-même.

Nous admettrons donc l'hypothèse de DELLA VALLE.

Appliquons-la dans le détail. L'augmentation de taille qui détermine en fin de compte la division n'est pas une *augmentation absolue*, puisque, ainsi que nous l'avons vu (p. 212), au moins à partir du moment où disparaît la membrane nucléaire, la quantité de chromatine de chaque segment chromatique est fixée. Or la division longitudinale à ce moment précis n'est faite que dans un petit nombre de cas : le plus souvent ce n'est que plus tard qu'elle s'effectue. C'est donc à une *augmentation relative* selon certaines directions, au détriment des autres qu'il faut la rapporter. C'est le raccourcissement causé par la tension superficielle du chromosome qui intervient, et, d'un chromosome initial long et grêle, en fait un court et épais. La taille limite ainsi atteinte, il se divise.

Par l'application de ces considérations théoriques, nous allons maintenant chercher à expliquer l'augmentation du nombre en tant que dépendance directe de l'équilibre cyto-caryochromatine.

4. La division anaphasique. La régulation

Supposons que l'augmentation de la quantité de chromatine nucléaire ait été particulièrement importante, surtout tout à

fait au début de la mitose, favorisée peut-être par le développement des asters. La division transversale étant très précoce, il se peut que le raccourcissement amène les éléments chromatiques pour la seconde fois à leur taille limite, avant la fin de la mitose : une division anaphasique a lieu.

Deux cas peuvent se présenter alors. Si l'équilibre cytochromatine-karyochromatine est voisin de sa réalisation ou réalisé, il y aura plutôt diminution qu'augmentation de la quantité de chromatine. L'excès qui s'est signalé en quelque sorte lors de la mitose précédente par le clivage anaphasique ne sera pas conservé. Il réapparaîtra à la prophase un nombre d'éléments à peu près normal, qui, s'il n'intervient pas d'autres facteurs (cf. p. 217), se conservera.

Il est cependant possible que l'excès de chromatine ne disparaisse pas en une seule division, et que au contraire, ce résultat ne soit atteint qu'après plusieurs mitoses. La période de diminution progressive de l'excès de chromatine se traduira par deux phénomènes perceptibles, un retard de plus en plus considérable des deux divisions longitudinales, normale et anaphasique, avec finalement disparition de la seconde.

Au moment où l'excès est maximum, on peut prévoir que le premier clivage sera très précoce, si précoce même qu'il pourra passer inaperçu et que l'on aura l'illusion d'une apparition des chromosomes sous forme de couples. Coïncidence d'autant plus frappante qu'il y aura en même temps une division anaphasique et disparition à la télophase des chromosomes par paires. L'idée d'une continuité entre ces couples viendra ainsi facilement à l'esprit.

Si au contraire l'équilibre est loin de sa réalisation, la quantité de chromatine ne cessera de s'accroître aussi bien pendant le repos mitotique et avant l'apparition des chromosomes qu'après leur formation et avant la disparition de la membrane nucléaire. Le nombre de chromosomes apparaissant au début de la prophase sera tout d'abord plus élevé que celui ayant apparu lors de la mitose précédente, il pourra y avoir encore une fois division anaphasique, jusqu'à ce que l'équilibre soit près de sa réalisation, et que par ce fait la quantité de chromatine du noyau soit suffisante pour déterminer l'apparition d'un nombre de chromosomes correspondant à cet équilibre. Le nom-

bre ainsi régularisé se conservera pour les raisons que nous avons appliquées plus haut à l'embryon normal.

Remarquons, et nous reviendrons plus loin sur cette question, qu'une diminution de la vitesse de segmentation doit faciliter de beaucoup la régulation, si elle n'est pas conditionnée par un facteur qui en même temps ralentit la diffusion de la chromatine dans l'œuf, et diminue ainsi la vitesse d'établissement de l'équilibre.

Il est donc possible de concevoir ainsi le rétablissement du nombre diploïde chez les embryons parthénogénétiques, si l'on admet que la segmentation y a débuté par un déséquilibre caryo-cytochromatique.

Les régulations anormales et l'absence de régulation. — L'hypothèse précédente ne va pas sans soulever quelques difficultés. Il semble en effet qu'avec elle, la régulation doive être obligatoire. Comment en effet concevoir que certains œufs puissent subsister avec le nombre haploïde, sans qu'aucune régulation n'intervienne ?

Pour ce qui est tout d'abord des régulations anormales, dans lesquelles on a tantôt n tantôt $2n$, tantôt des nombres inférieurs ou supérieurs, ou même intermédiaires, il est assez facile d'interpréter leur cas. La réserve de chromatine cytoplasmique, se trouvant sous forme figurée, peut très bien ne pas être répartie également dans tout le protoplasme de l'œuf. Au hasard des clivages, il pourra s'en trouver plus ou moins dans telle ou telle région de l'ébauche. Dans une région particulièrement pauvre, la réserve s'épuisera de bonne heure, avant l'établissement de la synthèse de chromatine, et si la segmentation continue, le nombre diminuera ⁽¹⁾. Les deux œufs hypochromatiques que nous avons étudiés (cf. p. 189) sont intéressants à ce point de vue. Dans les deux cas, c'est la région animale qui renferme des cellules à petit nombre de chromosomes. La région du pôle végétatif a été isolée dans l'un, par un clivage, lors de l'apparition du premier sillon, séparant la presque totalité de ce pôle.

(¹) Remarquons qu'il ne semble exister, dans ces œufs hypochromatiques, aucune relation entre la quantité de chromatine et la division cellulaire, ou, tout du moins, que l'on ne peut considérer la chromatine comme un excitant de la division cellulaire, les régions dans lesquelles les noyaux ont très peu de chromosomes ayant au contraire plus de cellules, en vertu de la relation K/P et le manque de chromatine n'enrayant pas du tout la marche de la segmentation.

Les figures de division les plus voisines de cette région sont au moins haploïdes.

Dans une région riche en chromatine, on aura beaucoup de chromosomes, la régulation pourra même être dépassée.

Cependant pour ce qui concerne les œufs dans lequel le nombre est très élevé, plusieurs fois le nombre n , par exemple, il ne semble pas que l'explication soit aussi simple. Le cytoplasme étant saturé de chromatine, et renfermant ainsi la plus grande partie de sa réserve sous forme figurée, la concentration de cytochromatine est constante. Il en résulte que le nombre des chromosomes est limité supérieurement d'une façon absolue. Le nombre considérable de chromosomes constaté directement correspond-il à cette limite, c'est-à-dire à l'équilibre réalisé, on pourrait le savoir, semble-t-il, en comparant ce nombre à celui à partir duquel l'évolution des monasters s'arrête. Quoi qu'il en soit, le cas nous semble difficile à comprendre aussi simplement que les autres. Nous croyons qu'il est nécessaire pour en arriver là, de faire intervenir la vitesse de segmentation qui en temps ordinaire rompt constamment l'équilibre en train de s'accomplir, et qui dans ces œufs exceptionnels aurait été beaucoup plus lente qu'ailleurs, et aurait permis à l'équilibre de se réaliser plus ou moins complètement. Nous avons du reste remarqué un léger retard dans l'évolution de l'œuf exceptionnellement hyperchromatique signalé (p. 190).

Nous avons admis implicitement dans le raisonnement précédent que la quantité de chromatine en réserve dans le cytoplasme était toujours la même. Le fait est certainement inexact, il faut envisager également la possibilité de sa variation dans les deux sens. Naturellement le nombre s'en ressentira.

Telle est l'interprétation qui nous paraît expliquer le mieux le cas des œufs qui ne se régularisent pas, leur réserve étant insuffisante. ⁽¹⁾

Cette raison n'est cependant pas valable au début de la segmentation. En effet, si petite que soit la quantité de chromatine cytoplasmique, étant donnée le peu de solubilité de la chromatine dans le cytoplasme, elle suffira largement à saturer ce milieu. Le déséquilibre initial sera toujours le même au moins

⁽¹⁾ Voir également à ce point de vue la note (1) de la page 220.

pendant un certain temps. Mais si ce temps est insuffisant pour que se produise la régulation — nous savons qu'elle n'est pas toujours instantanée — elle ne sera plus possible par la suite ; l'œuf gardera son stock haploïde sans jamais parvenir à le doubler.

Une augmentation de vitesse de la segmentation ⁽¹⁾ pourrait jouer-là aussi un certain rôle, son résultat étant inverse de celui que nous avons assigné à sa diminution, et contribuant à empêcher la régulation.

Nous arrivons ainsi à concevoir que, les conditions initiales du développement n'étant pas les mêmes, leurs faibles variations puissent conditionner des variations ultérieures du nombre. Suivant que la quantité de chromatine du pronucléus femelle joue le rôle principal, ou que ce rôle revienne ailleurs à celle du cytoplasme, conséquemment l'équilibre cyto-caryoplasmique s'établira en respectant le nombre, ou bien en le modifiant dans un sens ou dans l'autre.

Malgré la rigidité apparente de la loi physique, nous apercevons que son application à l'être vivant aurait pu permettre de prévoir la même série de nuances que l'observation parvient à constater.

(1) Si la vitesse d'établissement de l'équilibre ne varie pas proportionnellement.

QUATRIÈME PARTIE

Régulation et Variation

CHAPITRE VII

L'ÉQUILIBRE DES CHROMATINES. MÉCANISME RÉGULATEUR DU NOMBRE

1. L'équilibre caryo-cytochromatine et la variation du nombre

La régulation, telle que nous venons de l'examiner, apparaît en fin de compte comme n'étant pas autre chose qu'une *variation* exceptionnelle, dans un seul sens, commandée par un déséquilibre particulier.

Le mécanisme même qui nous a permis de comprendre la régulation, en tant que cas particulier, va nous permettre de concevoir comment s'effectue maintenant le phénomène général de variation.

Prenons le cas de l'œuf normal, dont l'évolution ne commence par aucun déséquilibre. Une cause agira seule ici : l'augmentation de la masse nucléaire. Dès qu'une irrégularité quelconque se produira dans ce phénomène : vitesse plus ou moins grande de la segmentation, abondance plus ou moins grande de la quantité des plaquettes de nucléoprotéides dans tel ou tel blastomère,..... il en résultera des variations de la quantité de chromatine nucléaire, positives ou négatives suivant les cas. Par suite il apparaîtra à la prophase un nombre plus ou moins élevé que le nombre normal.

La réserve de nucléoprotéides une fois épuisée, la synthèse de chromatine doit s'établir dans chaque cellule, aux dépens

des apports alimentaires. Selon les variations de ceux-ci, on comprendra la variation du nombre.

Il est très admissible que dans certains tissus, ou même dans certains organismes, la régularité de la synthèse de chromatine soit très grande. Si la segmentation y est lente; les différences d'équilibre auront le temps de se compenser. On comprendra que le nombre des chromosomes y reste approximativement fixe.

Un autre facteur important à considérer pour expliquer le cas particulier de la fixité du nombre est la taille moyenne des chromosomes, ou d'une façon plus précise la valeur du quotient : $\frac{Q}{q}$ ⁽¹⁾, quantité totale de chromatine/taille moyenne d'un élément. Plus la valeur de ce quotient se rapprochera de l'unité, et plus le nombre sera fixe. En d'autres termes, plus petit sera le nombre et plus grand sera la taille des éléments. plus nous nous rapprocherons de la fixité absolue, voulue par la loi de constance.

Réciproquement, la variation sera d'autant plus grande que le nombre sera grand et la taille des éléments petite. On s'éloignera alors de plus en plus de la prétendue loi, qui, en fin de compte, ne doit s'appliquer en toute rigueur qu'aux cas particuliers envisagés ci-dessus.

2. Signification de l'équilibre cyto-caryochromatine

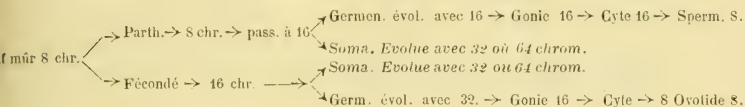
La conception d'un déséquilibre physique entre les deux portions extra et intranucléaires de la chromatine au début du développement de nos œufs, nous a permis de fournir une explication du phénomène de la régulation et nous a amenés à interpréter de même la variation physiologique du nombre des chromosomes.

(1) A propos de ce quotient, signalons une difficulté qui le concerne. Dans le début de la segmentation, au moins jusqu'au début de la gastrulation, la taille moyenne des chromosomes paraît bien être la même pour les embryons haploïdes que pour les diploïdes (Cf. fig. 12 et 13, pl. II). Plus tard, c'est-à-dire quand il semble que la régulation est devenue impossible, il n'en est plus de même : la taille moyenne est beaucoup plus forte chez les ébauches haploïdes (Cf. fig. VII et VIII, ou bien fig. 1, 2... et 14 des pl.). Il semble qu'il y ait alors à peine plus de chromatine dans les têtards diploïdes, que dans ceux qui ont encore leur nombre réduit.

Il nous reste maintenant à nous demander quelle est la raison d'être de ce déséquilibre, dont le concept peut paraître quelque peu finaliste, si l'on pense à l'interpréter comme le résultat évident d'une adaptation de l'œuf à la fécondation, ou, ce qui est presque identique, comme un manque d'adaptation à la parthénogénèse chez un organisme où cette dernière n'est pas normale.

Laissons pour un instant le cas particulier de la grenouille et reprenons celui de l'abeille dont nous avons déjà parlé (cf p. 172). Ici, les mêmes œufs évoluent côte à côte, pondus par la même femelle dans des cellules voisines du même rayon de cire. Les uns sont fécondés, les autres parthénogénétiques.

Au bout d'un certain temps, *que les noyaux initiaux aient ou non résulté d'une amphimixie, les cellules somatiques évoluent avec 32 ou parfois 64 chromosomes* comme l'indique le schéma suivant simplifié d'après NACHTSHEIM.



Il est certain qu'ici aussi il existe un déséquilibre initial, si considérable qu'il se fait sentir même chez l'œuf fécondé, et que par la suite l'équilibre s'établit, le même dans les deux sortes d'embryons, ainsi que l'indique le même nombre de chromosomes. Ceci ne veut du reste pas dire que le spermatozoïde n'ait ici aucun rôle, nous savons au contraire que généralement seuls les œufs fécondés donnent des femelles, selon la règle de DZIERZON.

Le terme d'adaptation appliqué ici manquerait vraiment de sens. Il nous semble qu'il en est de même chez la grenouille.

Nous pensons que le nombre normal des chromosomes correspond ici à un certain état d'équilibre optimum déterminé par des conditions physico-chimiques particulières inhérentes à la composition des éléments de l'œuf et des cellules qui en dérivent.

Ce n'est sans doute pas le seul état d'équilibre possible — l'exemple des espèces ou variétés animales ou végétales chez

lesquelles le nombre des chromosomes diffère par exemple du simple au double, ou d'un multiple de n , comme chez l'*Ascaris* du cheval ($2N = 2$ ou 4) ou *Salvinia natans* ($2N = 8, 16$ ou 48). (De LITARDIÈRE (1921), nous engage *à priori* à la prudence. Cependant nous avons vu (cf. p. 183), que les embryons chez lesquels le nombre est différent de $2n$ ne semblent pas être viables. Il ne nous paraît pas téméraire d'admettre provisoirement que l'équilibre correspondant au nombre $2n$ est le seul qui se concilie avec la vie normale de la Grenouille rousse.

L'existence de cet état physique optimum explique alors, tout aussi bien l'amplitude peu élevée généralement de la variation, que le retour au nombre normal quand, naturellement ou expérimentalement il a été produit une variation de nombre d'une grosse importance, comme tel est le cas habituel en parthénogénèse ⁽¹⁾.

L'état optimum considéré réalise alors un véritable mécanisme régulateur du nombre, établi sur les bases physico-chimiques d'un équilibre de partage.

⁽¹⁾ Le principe très général de LE CHATELIER (1884), ou du déplacement de l'équilibre mobile, s'appliquerait donc également ici.

CHAPITRE VII

RÉGULATION. VARIATION ET L'INDIVIDUALITÉ DES CHROMOSOMES. RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

Laissant de côté le cas particulier des hétérochromosomes ou des autres variétés spéciales de chromosomes, qui correspondent, sinon à des individus figurés, tout du moins à des substances chimiques distinctes, et auxquelles les hypothèses précédentes s'appliquent, *il est totalement impossible de concilier soit la Régulation du nombre, soit sa Variation avec la thèse de BOVERI.*

Pour ce dernier, les chromosomes sont des individus, vivant et se divisant activement dans les cellules, existant même pendant les repos cinétiques. Leur nombre est définitivement fixé à partir de la fécondation. Si un seul pronucléus se divise comme dans les œufs parthénogénétiques, sa descendance ne pourra avoir un seul chromosome de plus que lui, exception étant faite pour des cas exceptionnels, pathologiques, ou, une cinèse ayant avorté après division des chromosomes, les éléments fils demeurent côte à côte.

Pour DELLA VALLE comme pour nous, les chromosomes sont des formations transitoires, apparaissant à la prophase par une sorte de cristallisation d'une substance chimique, obéissant comme toutes celles-ci aux lois physiques de la matière brute, et ainsi disparaissant à la télophase par une dissolution totalement dépourvue de mystère. Le nombre de ces éléments est soumis à la variation fluctuante, comme tous les détails morphologiques d'un être vivant. Un seul pronucléus se divisant dans des conditions expérimentales ou naturelles, ses chromosomes subissent une augmentation, conséquence directe d'une loi physique.

Cependant si ces hypothèses permettent bien de rendre compte des phénomènes observés par nous, ou par d'autres sur des sujets analogues, permettent-elles aussi d'expliquer ceux

qui ont le plus influé sur l'esprit de BOVERI et l'ont amené à son hypothèse.

Nous nous bornerons à étudier le cas si remarquable de l'*Ascaris megalocephala*. BOVERI suit, tout d'abord après la fécondation normale, et chez certains noyaux à vrai dire peu nombreux, les chromosomes pendant la phase de repos nucléaire, constatant ainsi la continuité nécessaire à sa théorie, entre les chromosomes de deux mitoses successives. La même observation a été refaite depuis par de nombreux auteurs. Elle est facile à interpréter par une dissolution incomplète dans le suc nucléaire, soit que la solution se rapproche de sa saturation, soit que la vitesse de segmentation lui enlève le temps de s'accomplir. Ce dernier argument est sans doute le préférable, car sur les figures même de BOVERI on constate que presque toujours la dissolution est complète, donnant souvent naissance à autant de vacuoles qu'il y a de chromosomes, ce qui s'explique tout simplement en suivant la marche de la télophase (cf. p. 203).

Des anomalies de nombre s'observent fréquemment au cours de la segmentation. Il trouve ainsi depuis 3 jusqu'à 7 anses chromatiques, ce qu'il explique, le fait paraît bien prouvé, par un fonctionnement irrégulier des figures d'émission polaire, ou bien par la fécondation anormale d'un œuf possédant 2 chromosomes après réduction (type *bivalens*), par un spermatozoïde n'en ayant qu'un (type *univalens*).

Ce qui étonne BOVERI, c'est de constater alors que ces nombres anormaux se conservent parfaitement durant toute la segmentation.

Si l'on compare l'un à l'autre les volumes du caryoplasme et du cytoplasme successivement chez l'œuf d'*Ascaris* et chez celui de Grenouille, on trouve les deux quotients approximatifs : 1/280 pour le premier ; 1/100.000 pour le second. On conçoit sans peine que la quantité de chromatine du noyau dans le premier cas ait, dans l'équilibre final cytocaryoplasmique, plus d'importance que dans le second. On peut comprendre que les œufs hyperchromatiques gardent leur excès initial de cette substance. D'autre part il ne semble pas y avoir de réserve de chromatine sous forme figurée dans le cytoplasme, rien d'étonnant à ce que l'embryon hybride *uni* $\times$ *bivalens* ne reforme pas un noyau à $2n$.

Tout aussi bien que l'hypothèse de BOVERI, celle de DELLA VALLE, complétée par la nôtre permet de comprendre ces faits. Elle permet d'en comprendre d'autres devant lesquels l'Individualité ne peut que s'incliner, la Variation et la Régulation du nombre ⁽¹⁾.

Elle n'est encore qu'une hypothèse que nous nous sommes efforcés de rendre le plus possible conforme aux faits, les imperfections, les points faibles ne lui manquent pas, mais elle a le mérite, croyons-nous d'être totalement étrangère aux préoccupations vitalistes ou finalistes, elle reste donc ainsi sur la seule voie vraiment scientifique qui puisse mener à la compréhension des phénomènes.

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

1. — Chez la grenouille (*Rana temporaria* L.) normalement fécondée, le nombre des segments chromatiques n'est pas constant, mais varie entre des limites étendues, aussi bien dans les cellules génitales que dans les éléments somatiques.

2. — Les embryons et larves du même animal, obtenus par parthénogénèse expérimentale (procédé BATAILLON) possèdent un nombre de chromosomes qui, tantôt reste le même que celui

(1) Les conclusions que nous donnons ici sont absolument opposées, pour ce qui concerne le nombre et l'Individualité des chromosomes, à celles auxquelles parvient R. de LITARDIÈRE dans son important travail sur les chromosomes des Fougères (1921).

Cet auteur, s'appuyant principalement sur des observations faites sur le vif et qui lui ont montré un réseau à l'intérieur des noyaux au repos, chez une espèce de Fougère (cf. sa fig. 13), considère la permanence des chromosomes dans le noyau au repos comme un fait établi, et conclut à leur Individualité. Même en admettant comme démontrée la permanence des chromosomes dans tous les noyaux par lui observés, il n'en reste pas moins vrai qu'il existe de nombreux cas où, indiscutablement le noyau est optiquement vide, même à l'ultramicroscope. Sans vouloir revenir sur ce qui a été dit de la Grenouille, nous citerons à titre d'exemple l'*Ascaris* (cf. par ex. FAURE-FREMIET, 1913). On trouvera dans BOITAZZI, 1913 (*Das Protoplasma und die Körpersäfte*. Premier vol. du *Handbuch der vergleichende Physiologie*. HANS WINTERSTEIN) un exposé critique de la question (structure du noyau au repos).

Pour démontrer l'inexistence de la Variation du nombre, l'auteur se base sur la permanence des chromosomes. Bien qu'il reconnaisse lui-même que son matériel ne semble pas très favorable à l'étude des chromosomes il donne à ses conclusions une portée générale. On nous permettra de mettre en doute ce dernier point.

du pronucléus, tantôt se régularise, devenant égal à celui des œufs normalement fécondés.

3. — La régulation se produit tout au début de la segmentation, elle est totale, c'est-à-dire que toutes les cellules de l'ébauche, normalement régularisée possèdent le nombre **2n**.

4. — Elle présente une série d'anomalies, tout à fait comparables à celles offertes dans les mêmes conditions par d'autres œufs parthénogénétiques, soit chez l'oursin, soit chez l'abeille, ou même la poule.

5. — La non émission du second globule polaire, pas plus que le matériel introduit dans l'œuf par la piqure n'ont d'action directe sur elle.

6. — Elle n'est pas due à un doublement du nombre dans lesquelles chromosomes possèderaient un rôle actif, mais semble l'expression d'un mécanisme purement physique d'équilibre de partage entre la chromatine du noyau et une cytochromatine existant dans le cytoplasma.

7. — Le même mécanisme permet de comprendre la variation du nombre au même titre que sa régulation.

8. — La variation du nombre et son Autorégulation sont totalement incompatibles avec l'hypothèse de l'Individualité des chromosomes, tout du moins si on lui laisse le sens que lui a donné BOVERI.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARMBRUSTER (L.). — Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden. *Arch. f. Zellf.*, XI, 1913.
- BATAILLON (E.). — Nouveaux essais de Parthénogénèse expérimentale chez les Vertébrés inférieurs. *Archiv. f. Entwickl. Mech.*, XVIII, 1904.
- Le problème de l'imprégnation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie. *Arch. de Zool. Expé.*, série 5, t. VI, 1910.
- La parthénogénèse de Amphibiens et la fécondation chimique de LEB. *Ann. des Sc. Natur. Zool.*, 1912.
- Nouvelle contribution à l'analyse expérimentale de la fécondation par la parthénogénèse. *Ann. Inst. Pasteur*, 1916.
- Analyse de l'activation par la technique des œufs nus et la polyspermie expérimentale chez les Batraciens. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 1919.
- BOLLES LEE. — La structure des chromosomes et du noyau au repos chez *Paris Quadrifolia*. *La Cellule*, t. XXVIII, 1913.

- The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division. *Quart. Journ. Mic. Sc.*, t. LXV, 1920.
- BOVERI. — Zellenstudien II, III, V, VI, 1888 à 1908. *Jenais. Ztschr.*, t. XXII, XXIV, XXXIX et XLIII.
- BRACHET (A.). — Etudes sur les localisations germinales. *Arch. de Biol.*, t. XXVII, 1911.
- L'œuf et les facteurs de l'ontogénèse. Paris, 1916.
- BRAUER (A.). — Zur Kenntniss der Reifung des Eies. *Arch. f. Micr. Anat.*, t. XLIII, 1899.
- BÜCHNER (P.). — Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese. *Arch. f. Zellf.*, VI, 1911.
- BURY (J.). — Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur 0°C auf die Entwicklung der Echinideneier. *Arch. f. Ent. Mek.*, t. XXXVI, 1913.
- CARNOY et LEBRUN. — La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. *La Cellule*, t. XVII, 1899.
- GAULLERY (M.). — Les problèmes de la Sexualité. Paris, 1914.
- CHAMPY (C.). — Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens. *Arch. de Zool. Exp.*, t. LII, 1913.
- DANCHAKOFF (V.). — Studies on cell-division and cell-differentiation I. *Journ. of Morph.*, vol. XXVII, 1916.
- DEHORNE (A.). — Recherches sur la division de la cellule. *Arch. de Zool. Exp.*, s. 5, t. IX, 1911.
- Le nombre des chromosomes des Batraciens et des larves parthénogénétiques de Grenouille. *C. R. Acad. Sc. de Paris*, t. CLIX, 1910.
- Sur le nombre des chromosomes chez les larves parthénogénétiques de Grenouille. *Id.*, t. CLII, 1913.
- DELAGE (Y.). — Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et la Parthénogénèse artificielle des Echinodermes. *Arch. Zool. Exp.*, s. 3, t. IX, 1901.
- DELLA VALLE (P.). — L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. *Archivio Zoologico*, vol. IV, 1909.
- La Morfologia della cromatina del punto di visto fisico. *Id.*, vol. VII, 1912.
- DRIESCH. — Zur Cytologie parthenogenetischer Larven von Strongylocentrotus. *Arch. f. Entw. Mek.*, t. XIX, 1905.
- FAURÉ-FRÉMIET et DU VIVIER DE STREEL. — Composition chimique de l'œuf et du têtard de *R. temporaria*. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CLXXIII, p. 613, 1921.
- FAURÉ-FRÉMIET. — Constitution de l'œuf de *Sabellaria alveolata* L. *Id.*, p. 1023.
- FLEMMING (W.). — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinung, t. II. *Arch. f. Micr. Anat.*, Bd. 48, 1880 et t. III, Bd. 20, 1882.
- GODLEWSKY (E.). — Plasma und Kern-substanz in der normalen und durch aussere Factoren veränderte Entwicklung der Echiniden. *Arch. f. Entw. Mek.*, t. XX, 1908.
- Studien über die Entwicklungserregung. *Id.*, t. XXXIII, 1911.
- GOLDSCHMIDT (R.). — Kleine Beobachtungen ü. Ideen zur Zellenlehre II. *Arch. f. Zellf.*, t. XV, 1920.
- GUYÉNOT (E.). — L'œuvre de Morgan Th. H. et le mécanisme de l'Hérédité. Hérédité et Variation. *Revue Gén. des Sc.*, t. XXIX, p. 262 et 302, 1918.
- HAECKER (V.). — Die Reifungserscheinung. *Ergebn. d. Anat. u. Ent. Ges.*, t. VIII, 1899.

- HANCE (R.). — Variations in somatic chromosomes. *Biol. Bull.* t. XXXV, 1918.
- HENKING (G.). — Ueber Spermatogenese bei *Pyrrhocoris apterus*. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, t. LI, 1891.
- HENNEGUY. — Note à la suite d'une analyse de A. DEHORNE. *Année Biol.*, 1911, p. 66.
- HERLANT (M.). — Etudes cytologiques du mécanisme de la parthénogénèse expérim. chez les Amphibiens, *Arch. de Biol.*, t. XXVIII, 1913.
- Sur l'existence d'un rythme périodique dans le déterminisme des premiers phénomènes du développement parthénog. chez l'oursin. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 1914.
- Sur le mécanisme de la première segmentation de l'œuf d'Oursin dans la parthén. expérim. *Id.*, 1914, t. CLVIII.
- Le mécanisme de la parthén. expérim. chez les Amphibiens et les Echinodermes. *Bull. Scient.*, s. 7, t. VIII, 1917.
- Comment agit la solution hypertonique dans la part. exp. (Méthode de Lœb) II. Le mécanisme de la segmentation. *Arch. Zool. Exper.*, t. LVIII, 1919.
- HERTWIG (O.). — Cellul. Zeit. Und Streitfragen. *Arch. f. Micr. Anat.*, t. XXXVI, 1890.
- HERTWIG (G.). — Kreuzungsversuche an Amphibien. *Arch. f. Mikr. Anat.*, t. XCI, 1918.
- HOVASSE (R.). — Les phénomènes de maturation de l'œuf chez *Rana fusca*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXII, 1919.
- Le nombre des chromosomes chez les têtards parthénogénétiques de grenouille. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1920, p. 4214, t. CLXX.
- Contribution à l'étude histophysiologique des parosomes dans le pancréas d'un Têtard de *Rana temporaria*. *C. R. Biol.*, t. LXXXIV, 1921.
- L'activation parthénogénétique des œufs de Grenouille dans les milieux Hypotoniques et Hypertoniques. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1921, p. 4173.
- La régulation du nombre des chromosomes chez les embryons parthénogénétiques de Grenouille. Son mécanisme. *Id.*, 1922, p. 72, t. CLXXIV.
- KLEINERT (A.). — Spermatogenese von *Helix nemoralis* und *hortensis*. *Jenais. Ztschr.*, t. XLV, 1909.
- KÖLLIKER (A.). — Zellkerne und Vererbung. *Zeits. f. wiss. Zool.*, t. XLII.
- Karyoplasma U. Vererbung. *Id.*, t. XLII, 1886.
- KRIMMEL. — Chromosomenverhältnisse in generative und somat. Mitosen bei *Diaptomus*. *Zool. Anz.* t. XXXV, 1910.
- LEBRUN (H.). — Les cinèses sexuelles des Anoures. *La Cellule*, t. XVIII, 1901.
- LÉCAILLON. — La parthénogénèse chez les Oiseaux. *Arch. d'Anat. Micr.*, t. XII, 1910.
- LÉVY (F.). — Studien zur Zeugungslehre. *Arch. f. Micr. Anat.*, t. LXXXVI, 1915.
- LITARDIÈRE (R. DE). — Recherches sur l'élément chromosomique dans la Caryocinèse somatique des Filicinées. *Lierre*, 1921.
- LÖB (J.). — The sex of parthenogenetic frogs. *Proc. Nat. Acad. Washington*, 1918.
- MARCHAL (E.). — Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. *Mém. Acad. Roy. de Belg.*, 2^e série, IV, 1920.
- MÄSING (E.). — Ueber das Verhalten der Nucleinsäure bei der Furchung des Seeigleies. *Zeits. f. Physiol. Chemie*, t. LXVII, 1910.

- MEYER. — Die Spermatocytenteilung bei der Honigbiene. *Arch. f. Mik. Anat.*, t. LXX, 1907.
- MENDEL (G.). — Versuche über Pflanzenhybriden (1865). Traduction. *Bull. Scient.*, s. 6, t. I, 1907.
- MORGAN (T.). — The mechanism of mendelian heredity. H. Holt and Co, 1915.
Cf. également articles de GUYÉNOR.
- NACHTSHEIM (H.). — Cytologische Studien über die Geschlechtbestimmung bei der Honigbiene. *Arch. f. Zellf.*, XI, 1913.
- PETRUNKEWITSCH. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienereier. *Zool. Jahrsb. Anat.*, t. XIV, 1901.
- RABL. — Ueber Zellteilung. *Morph. Jahrb.*, bd. X, 1885.
- ROUX (W.). — Über die Bedeutung der Zellteilungs figuren, Leipzig, 1883.
- ROBERTSON (W.-R.-B.). — Chromosome studies. I à III. *Journ. of Morph.*, t. XXVI, XXVII, 1915-17.
- STRASBURGER. — Zellbildung und Zellteilung. Jena, 1880.
- SCHAKELL. — Phosphorus metabolism during early cleavage of the Echinoderm egg. *Science N. S.* XXXIV, 1911.
- SONNENBRODT. — Wachstumsperiode der oocyte des Hühnes. *Arch. f. Mik. An.*, t. LXXII, 1908.
- SWINGLE (N.-W.). — The accessory chromosome in the Frog. *Biol. Bull.*, t. XXXVIII, 1917.
- VAN BENEDEN (E.). — Recherches sur la maturation de l'œuf et la fécondation de *l'Ascaris megalocephala*. *Arch. de Biol.*, t. IV, 1883.
- WEISMANN (A.). Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena, 1892.
- WILSON (E.-B.). — Experimental studies in Cytology. A cytological study of artificial Parthenogenesis in sea Urchin. *Arch. f. Entw. Mek.*, t. XXII, 1901.
- Studies on chromosomes, I, II, III, IV, V et VI. *Journ. of experimental zool.*, t. II, III, VI, IX, 1905, 1906, 1909, 1910.
- VOM RATH (E.). — Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, t. LVII, 1894.

LE CONTRASTE
ENTRE LE RÉGIME ALIMENTAIRE
DES LARVES ET CELUI DES ADULTES

CHEZ DIVERS INSECTES

SOMMAIRE

- I. — Les femelles des Sphégiens vivent sur les fleurs et pondent sur de la chair vivante. Les hypothèses explicatives du contraste 230
- II. — Le contraste n'est pas spécial aux Sphégiens. Comportement des femelles de Satyres et de divers autres Papillons. La comparaison conduit à poser exactement le problème : le régime de la larve dirige-t-il le comportement de l'adulte ? 232
- III. Données multiples conduisant à la négative. La Teigne des pommes de terre; *Myelois cribrella*; cas des Vésicants pondant sur les fleurs; cas des Tachinaires pondant sur les feuilles; cas des Braconides; cas de *Tetrastichus rapo*. Cas des Criquets et des Vésicants pondant dans le sol. La femelle subit une attraction sans rapport avec le régime de la larve 234
- IV. Les Hyménoptères vulnérants se comportent de la même manière. Faits démonstratifs. 236
- V. Les femelles ont un double régime; le contraste est moins marqué chez les Sphégiens que chez d'autres insectes. Changement d'état physiologique chez les femelles; son indépendance vis-à-vis du régime des larves. Certaines femelles quittent, au moment de pondre, la substance que mangeraient leurs larves. Cas des *Calliphora*, *Lucilia*, etc. L'« intérêt individuel », solution incomplète du problème. Il s'agit d'une attraction pure et simple; les conséquences en sont quelconques; ce sont souvent des complications inutiles ou nuisibles du comportement; ces conséquences n'influent jamais sur le déterminisme 238

I

Depuis longtemps, les naturalistes observateurs insistent sur le fait que les femelles de nombreux Hyménoptères sphégiens donnent à leurs larves un régime carnivore, tandis qu'elles mêmes se nourrissent du pollen ou du suc des fleurs. L'insistance des naturalistes se traduit souvent en formules admiratives, touchant ce « merveilleux instinct » qui conduit la mère à dis-

poser ses œufs justement sur la substance nécessaire au développement ultérieur des larves. Les formules admiratives tiennent alors lieu d'analyse et d'explication. Impressionnés par le contraste, les naturalistes se substituent aux animaux qu'ils observent et, croyant se borner à raconter, imaginent une interprétation toute arbitraire. Loin de soupçonner le problème qui se pose devant eux, ils admettent sans discussion que les femelles, obéissant à une impulsion supérieure, se comportent au mieux des intérêts de leur progéniture, sachant précisément ce qu'il lui faut, et le sachant sans l'avoir jamais appris.

Quelques observateurs, toutefois, bien que ne cessant d'admirer, cherchent à connaître les influences qui ont conduit ces femelles à se comporter ainsi. Le contraste étant donné, ils essayent de le réduire. Comment y parvenir? Comment remonter aux origines et retrouver le complexe d'influences qui l'ont déterminé? Toute hypothèse à cet égard ne sera-t-elle pas gratuite, aussi peu solide que la simple narration subjective et simpliste dictée par une admiration sans critique? D'aucuns émettent l'idée que l'adulte se souvient de la nourriture qu'il prit au cours de sa vie larvaire. Peut-être, en effet, se souvient-il. Nous l'ignorons et ne possédons aucun moyen de nous éclairer à ce sujet. L'hypothèse est entièrement invérifiable; elle ne suggère aucune recherche d'aucune sorte; elle ne découle nécessairement d'aucun fait; nous ne pouvons donc la retenir. Et d'ailleurs, dans la mesure où elle a un sens, cette hypothèse en implique toute une série d'autres: sont-ce les adultes floricoles qui ont, un jour, changé de régime? sont-ce, au contraire, les larves qui ont adopté le régime carnivore? à quelles influences les uns ou les autres ont-ils obéi? Si ce sont les larves qui ont changé, faut-il supposer qu'elles menaient jadis une vie libre, comme les larves de *Tenthredes*, puisque, devenues carnivores, elles ont perdu leurs pattes? En conséquence, les adultes, se souvenant de la conformation des larves d'où ils proviennent, auraient désormais pondu les œufs sur des proies vivantes. Si ce sont, au contraire, les adultes qui ont changé de régime, que n'ont-ils simplement déposé leurs œufs sur les fleurs?

Nous remonterions ainsi d'une question à l'autre, et le ferions

sans profit. La recherche des origines nous conduit tout droit vers un passé que nous n'avons pas vécu et dont les vestiges sont véritablement trop insuffisants. Le présent, par contre, nous met en face d'une étude immédiatement abordable, celle du déterminisme des phénomènes actuels.

II

Examinons donc le contraste entre le régime des adultes et celui des larves, si remarquable chez les Sphégiens, ne sortons pas de ce fait actuel et tâchons de l'analyser : la solution qui interviendra nous montrera peut-être l'inanité des questions d'origine.

Aussi longtemps que nous contemplerons les Sphégiens à l'exclusion de tous les autres animaux, nous demeurerons devant le même problème, sans recueillir aucune donnée susceptible de nous éclairer un peu. Elargissant alors le champ de nos recherches, essayons de recueillir, ici ou là, des renseignements précis. Aussitôt, une première constatation s'offre à nous : le contraste qui nous paraît si remarquable chez les Pompiles, les Ammophiles, les Sphex et tant d'autres, ne leur est pas spécial. Ce contraste nous frappe, parce que nous le jugeons radical et que tout un drame l'accompagne. D'une part, nous n'apercevons rien de commun entre le régime herbivore et le carnivore ; d'autre part, nous attribuons une importance exceptionnelle à la capture d'une proie, aux coups de dard, à la paralysie, à l'enfouissement, à la ponte. Mais, au fond, le problème se réduit strictement à l'opposition qui existe entre deux moments de la vie des adultes, celui où ils mangent et celui où ils pondent, deux moments qui correspondent à deux régimes différents.

Ainsi réduite à ses traits essentiels, l'opposition se retrouve chez bien d'autres Insectes que les Sphex ; elle se retrouve, en particulier, chez divers Papillons. Fréquemment, par exemple, on aperçoit des Satyres butiner sur les fleurs et pondre sur l'herbe. Dès le printemps, les femelles de l'un des plus communs d'entre eux, *Epinephela jurtina*, volent souvent en nom-

bre le long des haies envahies par des *Rubus* en fleurs. Elles vont d'une fleur à l'autre, allongeant leur trompe et aspirant les sucs; de temps à autre, elles gagnent la prairie voisine, se rapprochent du sol et pondent sur les feuilles de Graminées. Les chenilles mangeront ces feuilles, — qui ne sauraient servir de nourriture aux Papillons adultes. Tout se passe à coup sûr, comme si le comportement des femelles aboutissait à donner aux chenilles la nourriture qui leur convient. Ce comportement ne diffère par aucun trait essentiel de celui d'une Ammophile, d'un Pompile, d'un Sphecx, d'un Pélopée; sans être tout à fait du même ordre, l'écart des deux régimes est aussi marqué dans l'un et l'autre cas. La différence la plus importante réside, semble-t-il, en ceci que la chenille, larve très mobile, est capable de se transporter vers une plante nourricière, ce que ne peut faire la larve d'Hyménoptère. Par suite, il n'est pas indispensable que le Papillon femelle dépose précisément ses œufs sur la plante même qui convient aux chenilles. En fait, bien des Papillons pondent sur des substrats variés qui n'entrent nullement dans le régime alimentaire des chenilles : celles-ci se déplacent.

On est alors conduit à se demander d'où provient cette différence entre les comportements, et comment il se fait que certaines femelles donnent à leurs larves la nourriture qu'il leur faut, tandis que d'autres ne paraissent nullement influencées par le régime nécessaire à leur progéniture. Présenté sous ce biais, le problème ne comporte pas de solution, car son énoncé ne renferme aucune donnée positive. En affirmant, *a priori*, que certaines femelles pondent de manière à donner aux larves un régime approprié, nous supposons le problème résolu, sans apporter aucun élément de preuve à l'appui de notre supposition. Du même coup, nous nous privons des moyens d'effectuer la moindre recherche et, notamment, d'examiner si la femelle est vraiment guidée par les besoins ultérieurs de sa progéniture.

Au contraire, une solution apparaît si nous posons le problème en termes tout autres. Nous gardant d'affirmer ce que nous ignorons, nous nous demandons si, indépendamment de son régime propre, l'adulte est réellement mené par la nécessité de fournir aux larves un régime déterminé; ou si, au contraire, ce comportement de l'adulte est exclusivement guidé

par les influences actuelles, sans qu'intervienne la nécessité de donner aux larves un certain régime plutôt qu'un autre.

III

Envisageant ainsi le problème, nous apercevons aussitôt de multiples données conduisant à conclure que l'adulte pond sur les substrats qui l'attirent, indépendamment de ce qui en pourra résulter pour les larves.

La nature du substrat importe peu.

Lorsque, par exemple, la femelle pond sur une plante, c'est-à-dire sur un substrat « comestible », il advient parfois que cette plante ne convient pas aux larves ou, du moins, n'est pas celle qui attire le plus fortement ces larves. F. PICARD a montré que si la Teigne des Pommes de terre est fortement attirée par *Solanum tuberosum*, elle pond néanmoins sur d'autres plantes qui n'attirent pas nécessairement les chenilles, ou même les repoussent : *Cynoglossum pictum* et *Verbascum sinuatum* ⁽¹⁾. Pour ma part, j'ai montré que la femelle de *Myelois cribrella* pond, le plus souvent, sur *Cirsium lanceolatum*, mais que la chenille, mise en présence de capitules de *Cirsium* et de *Carduus* est plus fortement attirée par le second que par le premier ⁽²⁾.

Et ce n'est encore rien. Bien d'autres Insectes pondent sur des végétaux qui, non seulement n'exercent pas sur les larves l'attraction maximum, mais ne les attirent pas du tout et ne servent pas à leur alimentation. Plusieurs Vésicants déposent leurs œufs sur les fleurs : *Macrosiagon tricuspis*, *Nemognatha chrysomelina*, *Leptopalpus rostratus*, etc. Même, l'attraction que ces Insectes subissent paraît limitée à certaines fleurs : *N. chrysomelina* pond plus spécialement sur *Echinops spinosum*, et *L. rostratus* sur *Centaurea apullata*. Mais, quelle que soit l'affinité de l'Insecte adulte pour ces plantes, la larve (*triongulin*) ne se nourrit d'aucunes de leurs parties ; attirée par les divers

⁽¹⁾ F. PICARD. La Teigne des Pommes de terre. *Phthorimæa operculella*. *Annales des Epiphyties*, 1913.

⁽²⁾ ET. RABAUD. Ethologie et comportement de diverses larves endophytes. *Myelois cribrella* et quelques autres chenilles des capitules de Carducées. *Bul. sc. Fr.-Belge*

Insectes qui se posent sur les fleurs ⁽¹⁾ cette larve s'accroche à eux. Souvent, ces Insectes sont des Abeilles ou des Guêpes, qui transportent le triongulin dans leur nid; souvent aussi ce sont des Diptères ou des Coléoptères, auxquels le triongulin demeure attaché, incapable de se nourrir et, partant, de se développer.

Outre les Vésicants, diverses Mouches parasites (Tachinaires) se comportent d'une manière analogue. Elles répandent leurs œufs sur les feuilles, que leurs larves ne mangent pas. Celles-ci ne se développent que dans le corps des chenilles; il faut donc que, mangeant les feuilles sur lesquelles sont répandus les œufs de Tachinaires, une chenille avale un ou plusieurs d'entre eux. Les Hyménoptères braconides, parasites externes de diverses larves, pondent aussi sur les plantes, sans être spécialement attirées par celles qui renferment déjà une larve capable de servir d'aliment ⁽²⁾.

Sans nul doute, toutes ces femelles subissent une influence actuelle n'impliquant aucune vue prophétique. Et il en est encore ainsi lorsque les femelles pondent, non plus sur une plante, mais sur un animal. Les larves de *Tetrastichus rapo*, par exemple, ne se développent que si elles sont pondues dans les cocons d'*Apanteles*, parasites des chenilles de *Pieris brassicae*, ou dans des larves déjà fort développées, encore incluses dans une chenille. Néanmoins, la femelle de *T. rapo* pique indistinctement toutes les chenilles de *Pieris*, jeunes ou âgées, renfermant ou non des *Apanteles*; et comme la piqure tue la chenille, la manœuvre de la femelle est fréquemment sans résultat utile ⁽³⁾.

L'ensemble de tous ces cas tend à évoquer un phénomène d'ordre général que, par une première approximation, nous pouvons ramener à ceci : la femelle qui pond n'est nullement dirigée par les nécessités ultérieures des larves.

Rien, au surplus, n'exprime mieux la généralité du phénomène que le comportement de toutes les femelles qui enfouissent leurs œufs dans le sol. Ce sont les femelles de divers Cri-

(1) Et, probablement par les mouvements de ces Insectes.

(2) PICARD et RABAUD, Sur le parasitisme externe des Braconides. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1914.

(3) F. PICARD, Sur la biologie de *Tetrastichus rapo*. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1921.

quets, celles de plusieurs Vésicants (*Meloë*, *Zonabris*, *Ceroconia*, *Lydas*, *Cantharis*). Une fois écloses les larves ne trouvent, évidemment, à leur portée aucun aliment ; elles ne continuent de vivre que si, se déplaçant, elles rencontrent des matériaux qu'elles puissent manger. La rencontre peut être facile pour les Criquets, qui rongent les plantes ; elle l'est moins pour les triongulins, dont le régime alimentaire paraît assez strictement limité au miel de divers Hyménoptères. Enfouissant leurs œufs dans le sol, les femelles des Vésicants placent donc leur progéniture dans les conditions les plus défavorables, et l'on ne saurait dire qu'elles leur préparent un régime alimentaire. Et elles ne le préparent pas, alors qu'il leur suffirait, pour le faire, de pondre là même où les larves se nourrissent.

Lorsqu'un *Meloë*, en effet, pond dans le sol, l'évidence s'impose que les besoins ultérieurs de sa progéniture ne guide point la femelle au moment où elle pond ; sans aucun doute elle subit une attraction purement actuelle, que nulle subtilité ne parviendra à faire passer comme un avantage pour la mère ou pour les descendants. Ceux-ci ne survivront que si, se déplaçant, ils rencontrent un nid d'Hyménoptères dans lequel ils puissent pénétrer ; bien qu'étant des larves libres, ils auraient bénéfice à naître tout près des substances dont ils vivent. C'est d'ailleurs ainsi que procèdent d'autres Coléoptères, également parasites des Abeilles, tel *Trichodes umbellatarum*, qui pond directement dans les nids des Hyménoptères. Ce comportement si simple pourrait aussi bien être celui de tous les Vésicants ⁽¹⁾.

IV

Ces faits nous ramènent directement au cas des Hyménoptères vulnérants. Leurs femelles, comme celles des autres Insectes subissent une attraction : elles mangent ou pondent ; mais, en aucun cas, l'attraction n'est liée aux nécessités, médiatees ou immédiates, de la descendance.

La preuve de cette attraction est fournie par les observations multipliées de MARCHAL, des PECKHAM, de FERTON, de ROUBAUD,

(1) Aug. CHOS. Le *Trichodes umbellatarum*, ses mœurs, son évolution. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 1908.

de PICARD, d'ABLERZ et les miennes, qui montrent que les femelles de Sphégiens se nourrissent aux dépens des proies qu'elles capturent. Les Ammophiles qui malaxent la nuque des chenilles ne cherchent nullement à comprimer un ganglion nerveux, comme FABRE l'a cru ; elles mordent avec énergie, pendant une demi-heure au moins, et lèchent les régions mordues. Bien mieux, au cours même du trajet qu'elles effectuent en transportant leur victime, elles s'arrêtent, malaxent et lèchent à nouveau ⁽¹⁾. Les Pompiles lèchent aussi les Araignées qu'ils capturent et paralysent. FERTON a même vu *Priocnemis pusillus* capturer une Araignée, la mâchonner et l'abandonner ensuite sans avoir pondu ⁽²⁾. *Sphex subfuscatus*, qui capture et paralyse des Criquets, se borne parfois à laper les liquides qu'ils dégorgent et laisse la victime sur place ⁽³⁾. *Bembex oculata* lape également les sucs que dégorgent les Mouches capturées, ou même les malaxe fortement et les vide ⁽⁴⁾. De même procèdent les *Cerceris* avec les Haliètes ⁽⁵⁾, les Philanthes avec les Abeilles. Touchant les Philanthes, FABRE a prétendu qu'ils avaient soin d'enlever le miel que contenaient leurs proies, parce qu'il serait un poison pour les larves. Mais MARCHAL fait très justement remarquer que les Ammophiles malaxent et lèchent les chenilles qui, cependant, ne renferment pas de miel ; et PICARD ⁽⁶⁾ apporte la preuve formelle que la manœuvre du Philanthe n'est nullement provoquée par le souci des larves, puisque ce Sphégien tue et lèche des Abeilles qu'il abandonne ensuite. Les Mellines, de leur côté, capturent des Mouches, qu'elles malaxent et vident ⁽⁷⁾ ; et les Guêpes, qui donnent à leurs larves les Mouches réduites en pâtee, en absorbent une partie ⁽⁸⁾.

⁽¹⁾ P. MARCHAL, Etude sur l'instinct de l'*Ammophila affinis*. Arch. zool. exp. et gén., 1892.

⁽²⁾ CH. FERTON, Nouvelles observations sur l'instinct des Pompilides. Actes de la Soc. linn. de Bordeaux, 1897.

⁽³⁾ CH. FERTON, Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs, 2^e série. Ann. Soc. ent. Fr., 1902.

⁽⁴⁾ CH. FERTON, Observations sur l'instinct des *Bembex*. Actes de la Soc. linn. de Bordeaux, 1900.

⁽⁵⁾ P. MARCHAL, Etude sur l'instinct de *Cerceris ornata*. Arch. de zool. exp. et gén., 1887.

⁽⁶⁾ F. PICARD, Note sur l'instinct du Philanthe apivore. F. J. N., 1903.

⁽⁷⁾ ET. RABAUD, Note sur l'instinct de *Mellinus arcensis* et ses rapports avec celui des autres Sphégiens. Bul. biol. Fr. Belg., 1917.

⁽⁸⁾ J. H. FABRE (*Souvenirs entomologiques*, 4^e série) a vu l'*Odynerus nidulator* en captivité malaxer et lécher les larves de *Lina populi*, puis les abandonner.

Des faits très analogues existent en dehors des Sphégiens et des Guêpes. P. MARCHAL a observé deux Chalcidiens qui se nourrissent des substances même sur lesquelles ils pondent, léchant le liquide qui s'écoule de la blessure faite par la tarière. L'un, *Tetrastichus xanthomelæne*, pond dans les œufs de la Galéruque de l'Orme ; il pique à diverses reprises le même œuf, lèche chaque fois, mais ne pond pas nécessairement après chaque piqure. L'autre, *Aphelinus mytilaspidis*, pique les Cochenilles et procède d'une manière très analogue ; lui aussi pique plusieurs fois la même Cochenille et ne dépose, pourtant, qu'un œuf ⁽¹⁾. S. DOTEN, a fait des observations confirmatives ⁽²⁾. Em. ROUBAUD, de son côté, montre que *Nasonia brevicornis* ponctionne à plusieurs reprises les pupes de Diptères et absorbe le liquide qui s'écoule de la ponction ; celle-ci est souvent effectuée bien avant que les œufs soient mûrs et que la ponte soit possible. Bien mieux, *N. brevicornis* pond fréquemment dans des pupes à parois extrêmement épaisses et telles que les larves n'en pourraient sortir ⁽³⁾. Enfin, J. L. LICHENSTEIN ⁽⁴⁾, puis TROUVELOT ⁽⁵⁾ viennent de montrer qu'un Hyménoptère chalcidien, *Habrocytus cionicida*, parasite des larves d'un Charançon, *Cionus thapsi*, et un Hyménoptère braconide, *Habrobracon johansenni* se nourrissent également aux dépens des proies dans lesquelles ils déposent leurs œufs.

V

Ainsi, les faits sont nombreux et probants ; ils permettent d'affirmer que les femelles ne pondent pas de manière à placer leurs larves dans les conditions données : les femelles ont un double régime, et c'est l'un d'eux qu'elles imposent à leurs

⁽¹⁾ P. MARCHAL, a) Observations biologiques sur un parasite de la Galéruque de l'Orme, *Tetrastichus xanthomelæne*. *Bul. Soc. ent. Fr.*, 1905.

b) La ponte des *Aphelinus* et l'intérêt individuel dans les actes liés à la conservation de l'espèce. *C. R. Acad. Sc.*, 1909.

⁽²⁾ S. DOTEN, Agr. exp. Station of the University of Nevada, 1912.

⁽³⁾ E. ROUBAUD, Observations biologiques sur *Nasonia brevicornis*. *Bul. Scient. Fr. Belg.*, 1916-17.

⁽⁴⁾ J. L. LICHENSTEIN, Sur la biologie d'un Chalcidien. *C. R. Acad. Sc.*, 1921.

⁽⁵⁾ B. TROUVELOT, Observations biologiques sur l'*Habrobracon johansenni*. *Soc. biol.*, 1921.

larves. Même, elles leur imposent un régime beaucoup trop strict qui ne répond à aucun avantage réel. Les Pompiles, les Sphex, les Ammophiles, tous les Vulnérants, et de nombreux Hyménoptères parasites poursuivent une proie déterminée, mais leurs larves vivraient aussi bien sur d'autres proies. FABRE l'a montré en ce qui concerne les *Bembex*, les Ammophiles, les Philanthes, les *Cerceris* dont les larves se développent sur des proies très variées, et je l'ai confirmé pour ce qui est spécialement d'*Ammophila heydeni* (1).

En réalité, le contraste entre le régime alimentaire des larves et celui de l'adulte est beaucoup moins évident pour les Sphégiens qu'il ne l'est pour d'autres Insectes. A ceux-ci, personne ne prend garde : sans surprise aucune, on constate le comportement des Vésicants, et l'on ne remarque pas l'opposition radicale entre la larve qui vit de miel et la ponte effectuée dans le sol ou sur une fleur : ces complications inutiles et absurdes ne choquent pas. Parce qu'elles sont absurdes, les naturalistes les admirent sans se poser à leur sujet les questions qu'ils se posent au sujet des Sphégiens. Tandis que l'« instinct » des Sphégiens adultes léchant les fleurs et pondant sur de la chair vivante leur paraît digne d'attention, l'instinct des Vésicants adultes déposant les œufs dans les conditions les plus défavorables ne les retient pas, leur attention se détourne sur les larves : en toute occasion l'admiration masque le phénomène.

Sa généralité aurait dû cependant frapper les observateurs. Le phénomène se réduit à un état physiologique très caractérisé des femelles qui vont pondre, état tel, que ces femelles subissent l'attraction de substances diverses. Cette attraction n'a aucun rapport nécessaire ni avec le régime habituel de la femelle, ni avec celui de la larve. Parfois la femelle ou la larve, ou toutes les deux, prennent pour aliment les substances attractives ; mais l'éventualité contraire se produit : il faut donc constater l'attraction, sans plus.

Et cette indépendance de l'état physiologique de la femelle vis-à-vis de tout régime miel, précisément, cette attraction en plein relief. Quelques faits, du reste, la souligneraient au

(1) ET. RABAUD, Observations et expériences sur *Ammophila heydeni*. *Bul. Soc. Zool. Fr.*, 1919.

besoin. Outre les cas où la femelle enfouit ses œufs dans le sol, alors que les larves ne seront pas attirées par la plante voisine, il convient de rappeler ceux où la femelle pond sur un végétal qui n'attire par les larves, qui, même, les repousse. Le fait est d'autant plus remarquable, que ce défaut d'attraction — ou cette répulsion — n'implique nullement que la plante serait un mauvais aliment pour la larve. F. PICARD ⁽¹⁾ a montré, notamment, que la Teigne des Pommes de terre pond sur *Verbascum sinuatum* et que les chenilles, aussitôt nées, abandonnent cette plante : quelques individus, cependant, la mangent et se développent aussi bien que s'ils prenaient un autre aliment.

En d'autres circonstances, au moment de pondre, la femelle s'éloigne des substances dont elle se nourrit, *dont se nourrissent également ses larves*, et va déposer ses œufs sur un substrat quelconque. Ainsi procèdent *Meloë majalis* et *M. tuccius* : sans être exclusivement mellivores, les adultes mangent le miel des Osmies, que mangent aussi les larves : mais la femelle va pondre dans le sol ⁽²⁾. Le comportement paraît franchement absurde et cette absurdité même implique l'intervention d'une influence strictement actuelle, dans laquelle l'intérêt des larves n'entre pour aucune part.

Cette influence actuelle ressort encore du comportement de tous les animaux qui viennent s'abattre et pondre sur un substrat, en fonction de l'odeur qu'il dégage. Les *Calliphora vomitoria*, *Lucilia caesar*, *Sarcophaga*, etc., viennent indistinctement sur la viande ou sur diverses plantes (*Arum crinitum*, *A. dracuncululus*, *Stapelia hirsuta*, *S. variegata*, divers *Chenopodium*) à fumet cadavérique. Elles déposent leurs œufs ou leurs larves ; mais le développement n'a lieu que si le dépôt est effectué sur la viande. Cette dernière éventualité est, peut-être, la plus fréquente, non parce que la femelle sait discerner un « bon » substrat d'un « mauvais », mais parce que les plantes à odeur cadavérique sont moins répandues que les cadavres d'animaux.

Mais que l'œuf pondu puisse ou non se développer, que la femelle trouve ou non un aliment, et quel que soit l'animal

⁽¹⁾ F. PICARD, *op. cit.*

⁽²⁾ Aug. GROS, Mœurs et évolution de *Meloë majalis*. *Bul. Soc. Hist. nat. Af. du N.*, 1912.

dont il s'agisse, l'attraction qui s'exerce est tout à fait indépendante de l'effet qui en pourra retentir sur l'individu ou sa lignée. Divers auteurs, cherchant à lever la contradiction qui semble exister parfois entre le régime de l'adulte et celui des larves, insistent précisément sur le fait que les femelles se nourrissent aux dépens des proies qu'elles capturent : ils en concluent que ces femelles obéissent à « l'intérêt individuel ». Avec MARCHAL, avec ROUBAUD et d'autres, j'ai eu un instant que la solution du problème se trouvait vraiment là. Sans doute, il est plus rationnel, beaucoup plus satisfaisant pour l'esprit, de penser que l'adulte se comporte en fonction de son intérêt propre, en dehors de toute influence occulte qui le guiderait en fonction de l'avenir. Sans doute encore, faire appel à l'intérêt individuel, c'est demeurer dans le domaine des données positives et faire ressortir les relations de l'animal avec les circonstances extérieures. Toutefois, l'« intérêt individuel » ne correspond qu'à une analyse incomplète ; nous ne verrons le phénomène tout entier qu'en poursuivant l'analyse jusqu'au bout.

Et, dès lors, on aperçoit que ce qui domine le comportement des femelles, ce n'est pas l'« intérêt individuel » ; c'est une attraction pure et simple qui mène ces femelles vers un substrat quelconque, indépendamment des conséquences : ce substrat pourra servir d'aliment aux femelles, aux larves ou aux deux à la fois, et il ne s'ensuivra pas que ce régime soit le meilleur ou le seul possible ; ce substrat pourra, tout aussi bien, n'être pas comestible.

Cette attraction, invincible et strictement actuelle, a une conséquence immédiate d'une tout autre nature, qu'il importe de souligner pour lui donner son exacte valeur : fréquemment elle détermine, dans le comportement des organismes, d'extrêmes complications, sans aucun profit pour l'individu — et, partant, pour l'espèce — même nuisibles, généralement. Elle les détermine de plusieurs manières, deux au moins.

Souvent, d'une part, cette attraction est assez strictement spécifique ; la femelle subit l'influence d'un certain substrat plus fortement qu'elle ne subit l'influence d'autres substrats. C'est *Agrotis segetum* attirant spécialement diverses Ammophiles, ce sont les Araignées, et certaines Araignées, attirant les Pompiles, les Criquets attirant les Sphex, les Abeilles attirant les Phi-

lantes, etc. Tous ces Insectes volent, marchent, vont, viennent, jusqu'au moment où ils rencontrent leur proie spéciale. Certes, si cette proie est rare et que la rencontre se fasse attendre, ces Insectes finissent par obéir à l'attraction de proies plus ou moins analogues ; encore faut-il dire que l'analogie demeure assez étroite. Dans tous les cas, il s'ensuit une grande dépense d'énergie, car tout le temps utilisé en marches et contre-marches représente un travail considérable. Ce travail a-t-il, au moins, un résultat, sinon indispensable, simplement utile ? Nous savons bien que non, puisque les larves se nourriraient et se développeraient aussi bien avec des proies toutes différentes : et de là ressort la complète inutilité du travail effectué. En conséquence, l'attraction que subissent les femelles entraîne une dépense d'énergie inutile et devient, par là même, véritablement nocive.

D'autre part, les complications du comportement des larves de Vésicants aboutissent à un résultat analogue. Que les œufs soient pondus sur les fleurs ou dans le sol, il en résulte pour les larves — outre une dépense d'énergie — un très grand danger. Qu'elles s'accrochent aux Insectes qui passent, ou qu'elles se déplacent par leurs moyens propres, elles ne réussissent que dans un nombre restreint de cas à gagner un nid d'Abeilles ou de Guêpes. Beaucoup d'entre elles périssent, à coup sûr. En présence de ce résultat incontestable, et d'ailleurs évident, l'admiration des naturalistes ne connaît plus de bornes. Sans doute, disent-ils un grand nombre de larves disparaît, mais ces pertes, que rend possible une ponte surabondante, ont leur contre-partie dans la persistance de l'espèce.

N'est-ce pas, tout de même, un détour singulier que de déposer des larves sur un substrat quelconque, alors qu'il serait tout aussi simple de les déposer là où elles trouveraient des aliments ? Aucun obstacle ne s'oppose à un tel comportement, puisqu'il est précisément celui d'un certain nombre d'Insectes. Au surplus, le détour d'une ponte surabondante, supposée nécessaire pour perpétuer l'espèce, aboutit simplement à une perte de substance. Toutes ces larves qui meurent prématurément représentent autant d'énergie dépensée sans aucun profit ; et l'on se rend bien compte du peu qu'il faudrait pour que cette perte, déjà nocive à un certain degré, le devienne

irréremédiablement. Pour tout dire, le raisonnement qui consiste à représenter la multiplicité des œufs comme une compensation aux difficultés du développement est un raisonnement proprement absurde. Selon toute vraisemblance, la marche des événements doit se reconstituer d'une toute autre manière.

Bien évidemment, si des animaux soumis à de telles complications ne pouvaient qu'un petit nombre d'œufs, leur lignée disparaîtrait rapidement ; la plus grande fécondité augmente alors les chances de vivre et, par suite, la complication perd un peu de sa nocivité. Mais on ne peut dire que cette fécondité soit un avantage ; elle ne supprime pas l'inutilité du travail accompli, ni l'énorme destruction de matière : cette fécondité n'est que le moindre mal ; elle limite, dans une faible mesure, le dommage occasionné par l'attraction qui éloigne la femelle d'un substrat capable de servir d'aliment aux larves.

Ainsi, en examinant dans leur ensemble les processus qui aboutissent à une sorte d'opposition entre le régime alimentaire des larves et celui des adultes, on ne trouve rien que le jeu normal de l'activité générale des organismes en fonction du milieu, leur constitution étant donnée. Inéluctablement entraînés et déterminés par les influences les plus diverses, dont les effets varient avec les états physiologiques, les organismes vont ici ou là. Le résultat est simple ou compliqué, suffisant ou nuisible, en aucun cas ce résultat n'influe sur le déterminisme.

6 mars 1922.

OBSERVATIONS SUR
LA MULTIPLICATION GEMMIPARE
D'UN SCYPHISTOME

1. Circonstances de récolte et conditions d'élevage.

Pendant mon séjour de l'été 1920 au Laboratoire maritime de Wimereux, j'ai eu l'occasion d'observer des Scyphistomes vivant fixés sur la tunique d'Ascidies, *Ciona intestinalis* Flem., récoltées elles-mêmes sur les portes du bassin à flot de Boulogne-sur-mer. Cette association n'a évidemment rien de nécessaire. Je noterai cependant qu'à la même époque MM. CAULLERY et MESNIL ont observé également, à l'anse Saint-Martin, près de Cherbourg, des Scyphistomes sur la tunique d'une Ascidie, et que, dans le vivier de la Station Biologique de Roscoff, des Scyphistomes s'observent aussi fréquemment sur les *Ascidia mentula* O. F. Müller.

Les Scyphistomes en question formaient sur la tunique une population très dense, dont les individus se signalaient immédiatement par l'extrême diversité de leur taille. De toute évidence il ne s'agissait point là d'un groupement de frères de même âge, résultant de la fixation simultanée de tout un essaim de planulas. Les individus les plus petits se faisaient d'ailleurs remarquer par de fréquentes irrégularités de nombre, de distribution ou de taille de leurs tentacules, caractère en opposition avec l'uniformité ordinaire du type des polypes directement issus de larves nageuses. J'ai tout de suite pensé qu'il s'agissait d'une population de polypes en voie de multiplication par bourgeonnement et dont les tailles diverses correspondaient à autant de générations issues les unes des autres. L'observation prolongée n'a pas tardé à confirmer cette impression : et j'ai pu suivre en élevage le détail des processus de blastogénèse.

Les circonstances naturelles de la récolte facilitaient particulièrement l'observation. De petits segments de tunique, épais d'environ 1 millimètre et porteurs de Scyphistomes, furent prélevés au rasoir et déposés à plat sur le fond de boîtes de Pétri. Les polypes purent ainsi être élevés et nourris, comme je l'ai décrit dans un travail antérieur (Ch. PÉREZ, 1921). J'ai utilisé comme nourriture des débris de tissus variés : intestin de *Ciona*, foie de divers Mollusques ou Crabes, ou bien encore gonophores de *Tubularia*. Il peut y avoir intérêt, à certains égards, à faire alterner des repas diversement colorés, tels que foie jaune et gonophores rouges ; l'aliment coloré réalise en effet, pour les régions endodermiques qui l'ont englobé, une sorte de teinture qui persiste plusieurs jours et ne s'atténue que peu à peu. On peut, par ce moyen très simple, constater par exemple que la substitution de teinte après un nouveau repas ne s'étend pas à un bourgeon, indice de la non pénétration des aliments à partir de la cavité gastrale du parent ; on peut aussi noter à partir de quel moment et dans quelle mesure un jeune bourgeon dont la bouche est ouverte commence à prendre de la nourriture extérieure.

La séparation des supports dans des récipients distincts, la forme particulière de chaque fragment de tunique, permettaient de suivre, par continuité de jour en jour, des individus exactement repérés, et de les observer à de multiples reprises sans les endommager, ni troubler en quoi que ce soit leur existence. Les observations furent poursuivies du 25 août jusqu'au 5 octobre ; un grand nombre d'individus furent suivis et dessinés chacun au moins une fois par jour ; précaution nécessaire en raison des rapides modifications de formes qui peuvent parfois se produire en quelques heures, et qui feraient douter de l'identité d'un polype en l'absence de dessins sérieux et de repères précis. Chaque individu fut désigné dans mes notes par une lettre ; telle est la signification des majuscules accompagnant les figures et auxquelles ne correspond dans les légendes aucune explication.

Etant donné que les Scyphistomes de mes élevages ont été fréquemment et abondamment nourris, il est possible que les processus de bourgeonnement aient été accrus d'intensité, de fréquence et que les étapes du phénomène en aient été accélérées.

Mais je ne crois pas qu'il y ait eu perturbation véritable dans l'allure morphologique des faits. En effet, après que mes élevages eurent déjà duré un certain temps, une nouvelle récolte d'Ascidies fut faite dans la station naturelle, et un examen immédiat des Scyphistomes qu'elles portaient me fournit un grand nombre de stades variés, exactement superposables aux dessins déjà consignés dans mes notes. Les faits qui vont être décrits correspondent donc bien, sous réserve d'un changement possible de vitesse, à ceux qui se produisent spontanément dans les circonstances ordinaires.

2. Formation de stolons pédieux et de crampons de consolidation.

Un phénomène particulièrement manifeste dans la population de Scyphistomes était la poussée fréquente de stolons sur la région inférieure des polypes (fig. 1). Constitués par une

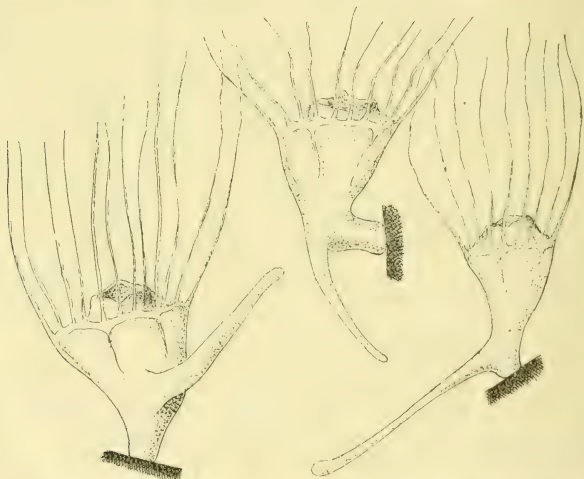


Fig. 1. — Divers aspects de Scyphistomes porteurs de stolons pédieux $\times 15$.

simple évagination des deux couches épithéliales de la paroi du corps, ces stolons débutent comme une simple voussure, et

s'étirent ensuite en un cône aigu dont le sommet se prolonge par un filament cylindrique grêle, légèrement renflé à son extrémité libre en une sorte de bouton glutineux, et dont la forme rappelle souvent celle d'une baguette de tambour. Sans avoir bien entendu la mobilité et la contractilité rapide des tentacules, ces stolons sont flexibles et susceptibles de mouvements lents de nutation dans leur méridien d'insertion ou de rotation autour de l'axe du polype. Ils ont l'air de palper leur champ de déplacement, et se fixent éventuellement d'une manière temporaire, en épatant sur un support de rencontre leur bouton terminal. Ils peuvent aussi se rétracter en se

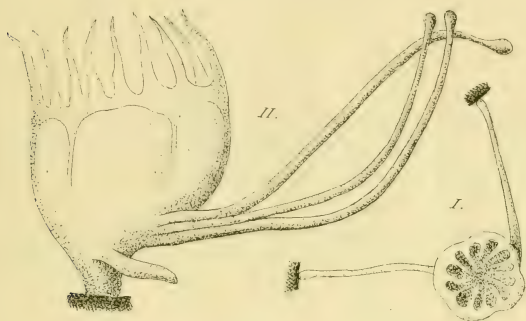


Fig. 2. — I, Polype à deux stolons, vu par la face orale.

II, Cas exceptionnel, trois stolons parallèles insérés côte à côte.

ramassant vers leur base d'insertion et raccourcissant leur filament distal. C'est généralement après s'être ainsi raccourcis qu'ils se fixent définitivement, au voisinage plus immédiat du pied primitif du Scyphistome et constituent des crampons supplémentaires renforçant l'adhérence du polype à son support (fig. 27, 28, p. 266, 267).

Il est possible que l'activité de cette rhizomanie ait été rendue plus intense par les conditions spéciales de l'élevage : les petits fragments de tunique isolés en boîtes de Pétri constituaient des supports insuffisamment fixes, fréquemment agités au cours des observations ou des opérations de nourrissage. On conçoit que cette agitation ait pu provoquer des réactions tendant à

consolider la fixation, réactions d'une efficacité d'ailleurs illusoire dans les conditions où elles se produisaient. Mais le processus de stolonisation est certainement naturel ; je l'ai observé sur des Scyphistomes venant d'être récoltés dans leur station naturelle ; il correspond exactement à celui que L. AGASSIZ a

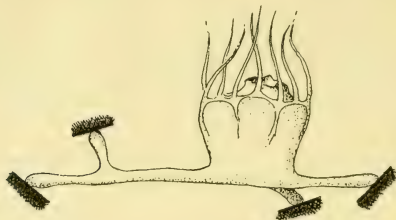


Fig. 3. — Stolon bifurqué.

figuré autrefois (1860) pour les Scyphistomes d'*Aurelia flavidula* Péron et Lesueur, et que HÉROUARD a plus récemment décrit (1909-11) chez les Scyphistomes de *Chrysaora isosceles* Esch. observés à Roscoff.

Le même polype peut pousser simultanément plusieurs stolons, en règle générale dans des directions variées (fig. 2, I).

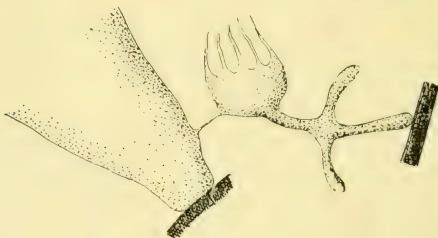


Fig. 4. — Stolon issu d'un bourgeon, et ramifié en croix.

La figure 2, II, représente un cas exceptionnel : trois stolons identiques partent presque du même point, et un quatrième commence à pousser dans une autre direction.

Presque toujours les stolons sont simples, sans aucune ramification. Parfois cependant ils se bifurquent un peu avant leur

extrémité (fig. 3, 19 p. 261). La figure 4 montre un stolon bifurqué en croix, en forme de Ψ , et qui est lui-même issu d'un bourgeon.

Il arrive assez fréquemment qu'après s'être fixé par son extrémité distale, le stolon se contracte en augmentant de diamètre et attire à lui sa région d'insertion sur le polype, dont le pied primitif s'étire en cédant à cette traction ; aussi n'est-il pas rare d'observer des Scyphistomes dont le calice s'évase au sommet d'une arche de pont dont les deux culées sont seules

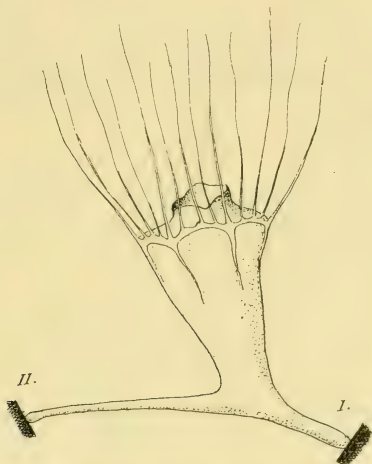


Fig. 5. — Polype dont la partie pédieuse forme un arceau entre la fixation primitive (I) et la fixation nouvelle (II) de l'extrémité d'un stolon.

fixées au support (fig. 5). Ces polypes qui ont l'air de faire le grand écart sont peut-être parfois en train de changer de position, par une sorte de marche arpenteuse qu'HÉROUARD a déjà signalée. La substitution d'une nouvelle région pédieuse à l'ancienne comporte naturellement dans la région basilaire du calice un remaniement morphallactique qu'il serait intéressant d'étudier en détail. Mais souvent le processus s'arrête là, et le polype conserve longtemps sa double fixation.

La figure 6 montre un cas un peu aberrant du phénomène

précédent. Un stolon exceptionnellement trapu s'était développé le 5 septembre, ressemblant plutôt à un bourgeon ; le

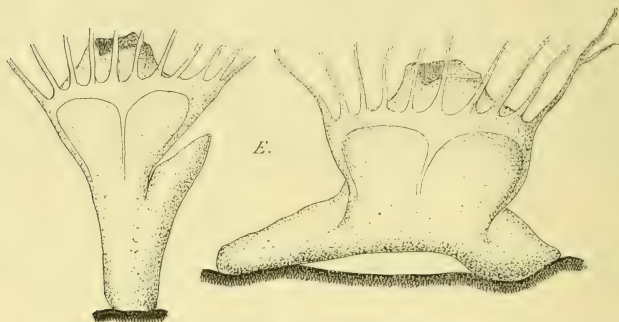


Fig. 6. — Deux aspects successifs du polype E, le 5 et le 6 septembre.

lendemain cette protubérance s'était tout simplement infléchie vers le bas et largement fixée au support par son extrémité libre.

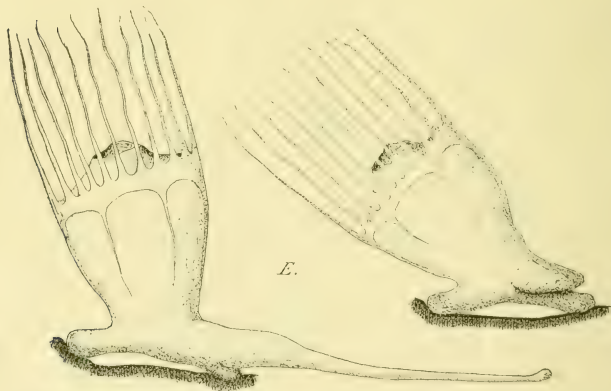


Fig. 7. — Deux aspects ultérieurs du polype E, le 10 et le 11 septembre.
Poussée puis rétraction d'un stolon.

Le 8 septembre la nouvelle région de fixation se prolongea en un stolon digitiforme flottant qui alla s'allongeant jusqu'au

10 septembre (fig. 7). Le 11 ce stolon flottant s'était rétracté vers sa base d'insertion et le 12 il s'était presque complètement effacé. Ce polype E fut suivi encore jusqu'au 16 septembre, sans présenter aucune modification nouvelle digne d'être notée.

3. Allures diverses du bourgeonnement.

Outre la poussée des stolons, les Scyphistomes se multipliaient abondamment par la formation de bourgeons. Bien que les processus ne soient pas toujours absolument distincts, on peut dire en principe que les bourgeons naissent sur la paroi latérale du calice à un niveau plus élevé que les stolons stériles (fig. 8) ; et dans les cas les plus simples un jeune bourgeon



Fig. 8. — Contraste entre la première ébauche d'un stolon stérile *s* et d'un bourgeon *b*.

se distingue de l'amorce d'un stolon en ce qu'il prend assez rapidement la forme d'une figue, pédiculée à son insertion sur le parent (fig. 8).

Le bourgeon peut continuer à évoluer ainsi, ouvrir à son sommet l'orifice buccal, et développer successivement ses premiers tentacules (fig. 25, page 265). Et si la disposition topographique du support autour du parent s'y prête, le bourgeon peut se fixer directement par un point diamétralement opposé à la bouche et qui représente morphologiquement sa région pédieuse. Tel est le cas du polype B (fig. 9), où le bourgeon en forme de pipe s'est fixé d'une façon précoce en se posant simplement sur une saillie voisine du support.

En règle générale la fixation est beaucoup plus tardive. Le bourgeon précise et régularise sa forme, et il évolue jusqu'à une étape assez avancée, tenant toujours au parent par un pont d'union qui s'étrangle et s'étire de plus en plus, ne constituant bientôt qu'un filament extrêmement grêle, qui ne conduit évi-

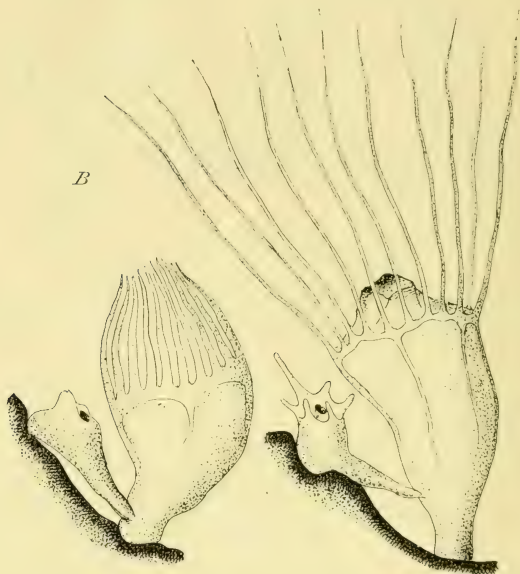


Fig. 9. — Fixation précoce et directe d'un bourgeon par appui sur le support.

demment plus aucun échange nutritif entre les deux polypes nés l'un de l'autre, et qui permet au bourgeon de tourner librement autour de son point d'attache dans les attitudes les plus variées (fig. 19, page 261). Quand le bourgeon commence à se rendre lui-même solidaire d'un support voisin, c'est en poussant personnellement un stolon, directement opposé à la fixation au parent, et qui naît un peu au-dessus de l'extrémité inférieure figurant le pied du bourgeon. Ce stolon peut n'appar-

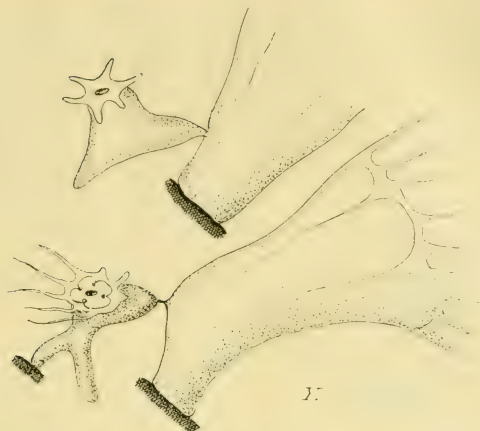


Fig. 10. — Fixation d'un bourgeon par un stolon apparu tardivement, après l'étranglement du pédicule du bourgeon.

raître que postérieurement à l'étranglement du pédicule d'un bourgeon en forme de figue (fig. 10, fig. 18, p. 260).

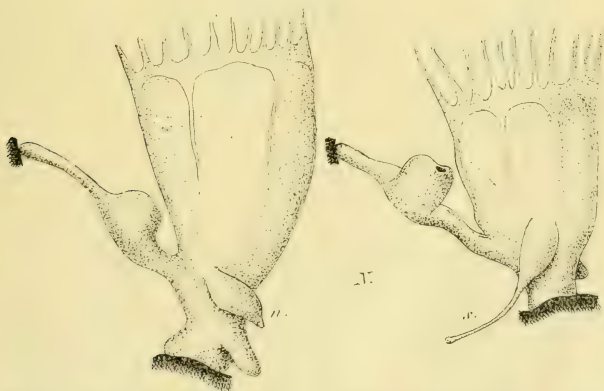


Fig. 11. — Deux aspects à 20 heures d'intervalle, d'un polype où s'ébauchent à peu près simultanément un bourgeon ogival *n*, et le stolon qui le prolonge distalement *s*.

Mais le plus souvent il y a ébauche simultanée du bourgeon et de son stolon distal (fig. 11). Dans ce cas au lieu de prendre rapidement, par étranglement basilaire, une forme de figue, l'ébauche commune se présente sous forme d'une saillie de forme conique ou ogivale, largement insérée sur la paroi latérale du parent, et se prolongeant bientôt à son sommet par une longue digitation grêle. L'ensemble rappelle assez l'ébauche d'un simple stolon stérile ; elle en diffère surtout par son embase plus élargie et son insertion plus élevée par rapport au calice du parent.

Le bourgeon se précise ensuite par un remaniement de forme

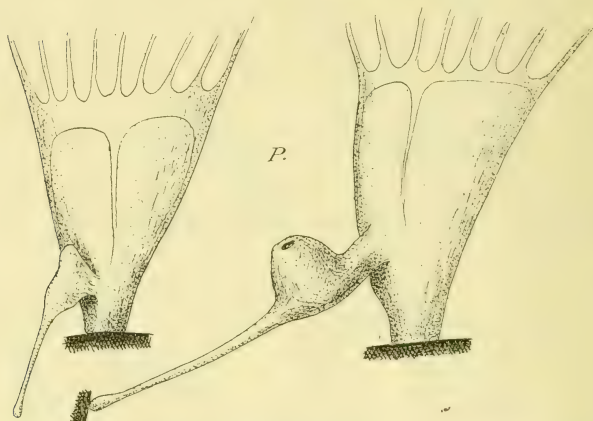


Fig. 12. — Deux aspects, à 20 heures d'intervalle, de la différenciation d'un bourgeon né simultanément avec son stolon.

de l'ébauche ; un renflement qui fait de plus en plus saillie vers le haut (c'est-à-dire vers le côté oral du parent) attire à lui la plus grande partie des tissus épithéliaux de l'ébauche, et se transforme en un cône au sommet duquel la bouche s'ouvre bientôt comme l'orifice d'un cratère (fig. 12 ; fig. 20, page 262). Puis la région orale s'aplatit et le bourgeon se tasse en une sorte de pot cylindrique ou globuleux, avant même que ne commencent à s'annoncer les premiers tentacules. Le pont

d'union avec le parent se marque par une constriction de plus en plus nette et la partie distale de l'ébauche commune primitive persiste à l'état de stolon du bourgeon.

La précocité de la formation du stolon n'entraîne d'ailleurs aucunement la précocité de la fixation du bourgeon auquel il appartient. Celui-ci peut au contraire atteindre un stade assez

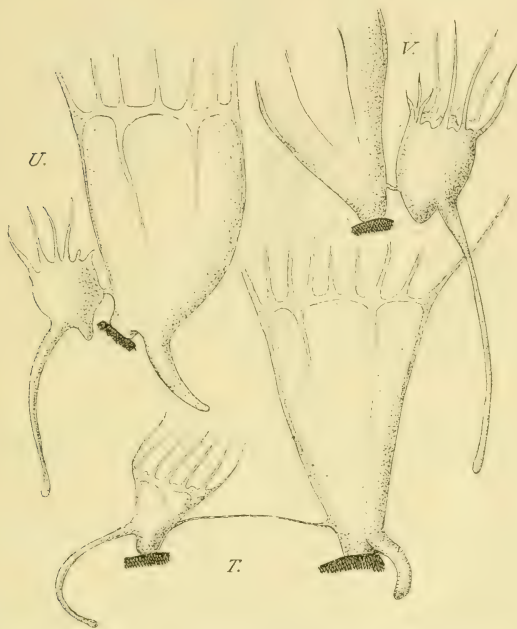


Fig. 13. — Trois polypes fixés en des points voisins et dessinés à un même instant, phase d'extension commune des stolons.

avancé d'organisation (fig. 13), et présenter, au nombre près des tentacules, l'aspect d'un petit Scyphistome achevé, alors qu'il est encore flottant, simplement réuni au polype producteur par le pont primitif, qui lui permet de tourner en tous sens ; le stolon palpe autour de lui, comme ceux des polypes adultes ; suivant les moments il s'allonge ou se raccourcit ; il se fixe temporei-

rement, puis se libère, se refixe ailleurs. Finalement la fixation décisive du bourgeon peut se faire non par le stolon, mais par le sommet mousse de la terminaison inférieure, qui marque morphologiquement le véritable pied primitif du nouvel individu.

La poussée d'un stolon n'est donc, pas plus pour le bourgeon que pour le polype adulte, la préparation immédiate et certaine d'une fixation. Il est bien manifeste dans les élevages que suivant des conditions de milieu que je ne puis définir d'une façon plus précise, des polypes voisins allongent ou rétractent leurs stolons d'une manière simultanée et comme par épidémie.

Une fois la fixation définitive opérée, la séparation d'avec le parent ne s'ensuit pas forcément. Le pont d'union peut persister sous forme d'un long fil étiré presque imperceptible (fig. 13), qui n'a évidemment plus aucune signification, mais qui est encore assez résistant pour surmonter longtemps les tractions auxquelles il est soumis de la part des deux individus. Toutes les fois que la rupture prochaine s'annonce, dans un pont d'union moins étiré, on peut constater que l'étranglement localisé qui va la déterminer est situé au voisinage immédiat de la paroi du polype générateur.

4. Orientation des bourgeons. Ordre de poussée des tentacules.

Dans un petit nombre de cas où le bourgeon s'ébauche relativement très bas sur la colonne pédieuse du parent, il peut y avoir ambiguïté sur la situation morphologique exacte de ce bourgeon. Mais dans la grande généralité des cas il n'y a pas de doute ; le bourgeon est une évagination d'une des poches per-radiales ; et, quand il est lui-même assez évolué pour que l'on puisse fixer la situation de ses plans de symétrie, on constate que parent et bourgeon sont tous deux homothétiques (fig. 14, H, R).

Chez les jeunes polypes issus de la fixation des planulas, on sait que les tentacules naissent régulièrement par cycles, les tentacules d'un même ordre poussant simultanément. Les bourgeons présentent au contraire à cet égard une constante dissy-

métrie, le côté proximal par rapport au parent étant toujours, dans les stades jeunes, en retard par rapport au côté distal. Un

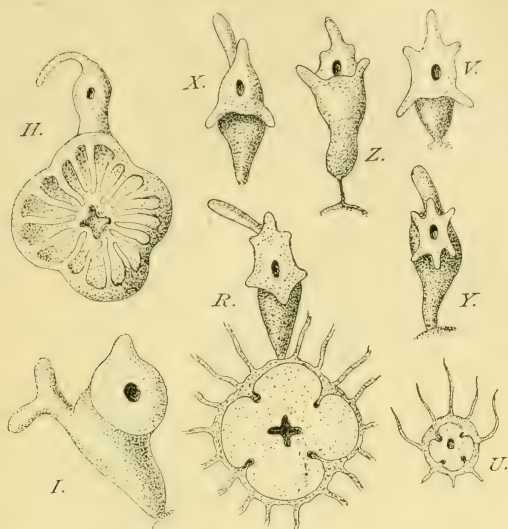


Fig. 14. — Divers bourgeons supposés vus en projection sur le plan de fixation du parent, et montant l'ordre de poussée des tentacules

mamelon unique apparaît d'abord au delà de la bouche (fig. 14) ; d'après ce que nous venons de dire de la situation

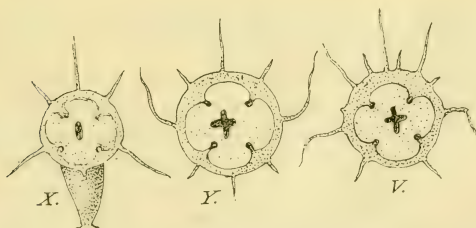


Fig. 15. — Trois bourgeons de la figure 14, représentés à un stade plus avancé.

homothétique du bourgeon et du parent, c'est l'amorce du tentacule perradial distal du bourgeon. Bientôt après s'indiquent simultanément les deux tentacules perradiaux adjacents au premier ; et tandis que le quatrième se fait attendre, deux petits mamelons naissent à leur tour dans les intervalles des trois premiers tentacules. On passe ainsi par des étapes successives à 1, 3, puis 5 tentacules (fig. 14), le bourgeon présentant non point encore la symétrie axiale, mais une symétrie bilatérale par rapport au plan défini par l'axe du parent et le point d'in-

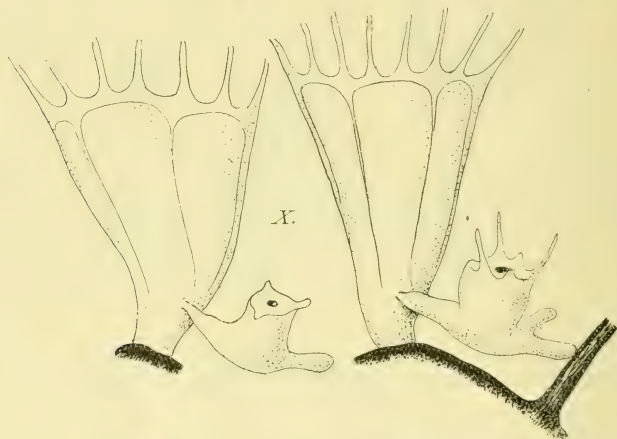


Fig. 16. — Deux aspects du polype X à 22 heures d'intervalle.
Bourgeon aux stades à trois et à cinq tentacules.

sertion du bourgeon, plan qui est perradial à la fois pour les deux individus. C'est généralement à ce moment que pousse le tentacule perradial proximal, donnant un stade à 6 tentacules, puis deux nouveaux de part et d'autre de lui, par lesquels se complète à son tour le cycle des interradiaux. Jusque-là s'est conservée la symétrie bilatérale, marquée d'abord nettement par le nombre et la distribution des tentacules, ensuite reconnaissable encore à la plus grande longueur des tentacules distaux ; mais elle s'oblitére peu à peu ; c'est en principe, au stade à 8 tentacules, que se fait la régularisation de leur longueur

et de leurs angles d'écart, assurant l'installation définitive de la symétrie axiale. Les figures 14 et 15 représentent diverses étapes, les polypes étant représentés d'une manière en quelque

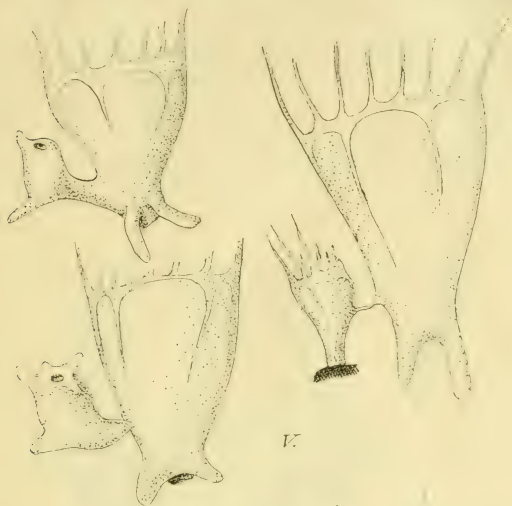


Fig. 17. — Trois stades successifs du polype V, de 24 en 24 heures.

sorte diagrammatique, vus par la face orale et tels qu'ils se projettent sur le plan du support ; les figures 16 et 17 donnent des aspects perspectifs.

5. Histoire monographique de quelques individus.

A la description générale qui précède et qui résume l'ensemble des observations, j'ajouterai l'histoire sommaire de certains individus. Ce sera un moyen de préciser par quelques exemples l'allure des processus et d'en fixer quelques données chronologiques.

Le polype A est suivi à partir du 2 septembre. A ce moment il présente inférieurement deux points de fixation distincts (fig. 18) et porte, outre un stolon digitiforme flottant, un bour-

geon a_1 , en forme de figue, à pédicule déjà étranglé, et se prolongeant lui-même par un stolon grêle. Le bourgeon s'insère sur la partie inférieure d'une poche perradiale, assez près d'un plan interr radial. A 15 heures le polype est nourri avec des gonophores de *Tubularia*. Le lendemain, rassasié, il est à demi contracté ; la couleur rouge est restreinte à son endoderme propre, le bourgeon ayant au contraire une teinte jaune pâle, indice persistant d'un repas de *Ciona* antérieur au début des observations. La bouche est ouverte, entourée des trois premiers tentacules. Si l'on provoque une contraction plus énergique, on voit que le pédicule d'union s'insère un peu latérale-

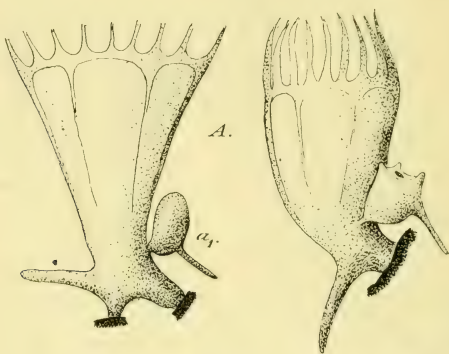


Fig. 18. — Le polype A, le 2 septembre à 15 heures et le 3 septembre à 10 heures.

ment sur le bourgeon, comme le tuyau d'une pipe sur le fourneau. Dès le 4, le pédicule d'union est très étranglé et la continuité endodermique y paraît abolie.

Au cours des journées suivantes le bourgeon précise sa forme comme il a déjà été dit, pousse un second stolon, puis le rétracte ; le 5 septembre il a 8 tentacules alternativement plus longs et plus courts, avec mamelons intercalaires annonçant les tentacules suivants, et un stolon particulièrement allongé ; le bourgeon pivote autour de son pédicule d'union. Le 6 septembre égalisation des tentacules (fig. 19) ; essai d'alimentation avec du carcum hépatique d'*Asteracanthion rubens* ; le polype

en avale, mais rejette l'aliment au cours de la nuit suivante : le bourgeon n'a rien absorbé. Le 9, repas de *Ciona* : le 14, repas de *Tubularia*. Le 15, le bourgeon a_1 , s'est fixé à côté du parent, auquel il tient toujours par un mince filet d'union presque imperceptible, mais qui persistera encore longtemps sans se rompre. Le parent A, qui commence à pousser des stolons trapus (fig. 20), porte l'ébauche en forme de figue d'un second bourgeon a_2 qui correspond sans doute à la poche perradiale

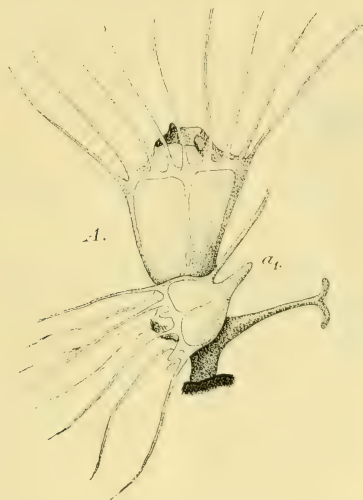


Fig. 49. — Le polype A, le 6 septembre à 11 heures. Stolon bifurqué en Y.

diamétralement opposée à celle qui avait donné le premier. Sa première annonce avait échappé à l'observation, mais s'était certainement précisée vers le 13, car la petite figue est exclusivement jaune (*Ciona*) et tranche par là sur la couleur rouge du parent, nourri la veille avec des *Tubularia*. Mais au cours de la journée du 16 une partie des tissus du parent, avec de l'endoderme rouge, sont entraînés et incorporés dans le bourgeon, qui s'atténue d'autre part à son extrémité libre en un stolon grêle, et commence à se fixer. Le 17 (fig. 20) cette fixation s'est raffermi-

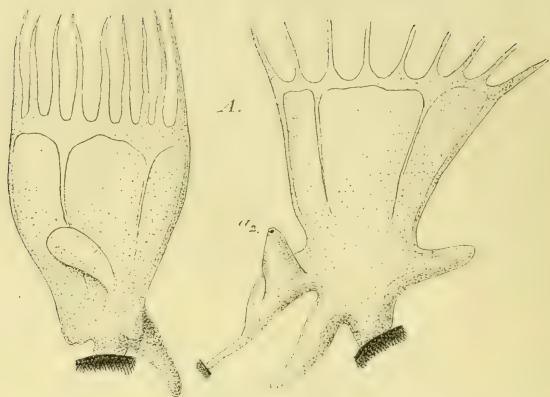


Fig. 20. — Le polype A, le 15 septembre à 14 heures et le 17 septembre à 11 heures. Le bourgeon a_1 est caché derrière A.

mie sur une tige de *Gonothyræa* dressée sur le fragment de tunique qui forme support général ; le bourgeon se délimite en



Fig. 21. — Le polype A, le 20 septembre à 11 h, 30.

un cône dressé précisément aux dépens des tissus entraînés en dernier lieu (endoderme rouge), et ouvre sa bouche. Le parent lui-même consolide sa fixation.

Au cours de la journée et de la nuit du 18 septembre, les polypes sont transportés de Wimereux à Paris, puis de Paris à Royan. L'agitation du voyage en chemin de fer a pour résultat de désagréger le morceau de tunique, à moitié décomposé ;

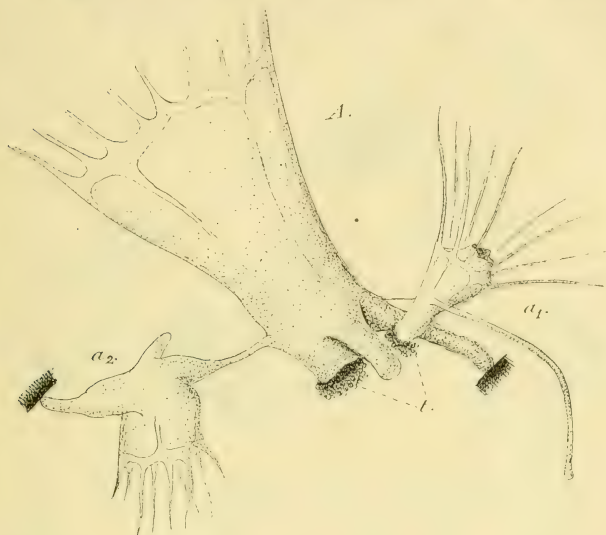


Fig. 22. — Le polype A, le 21 septembre à 9 heures; *t* débris de tunique, restes de la fixation primitive.

des vestiges granuleux en subsistent seuls adhérents au pied de A et de a_1 , et marquent ainsi les points de fixation primitifs ; a_1 a maintenant 16 tentacules ; il tient toujours à A par un tractus filiforme ; a_2 a évolué en pinçant son pédicule d'union ; il porte une dizaine de tentacules et un long stolôn flottant. Le 19, repas de foie de Crabe (*Eriphia spinifrons*) ; le 20, A et ses bourgeons sont isolés dans la concavité d'une valve de coquille d'Huitre ⁽¹⁾ (fig. 21).

(1) On rencontre communément, rejetées sur les plages de la région de Royan,

Le 21 septembre a_1 a fixé sur l'Huitre un de ses stolons (fig. 22) ; a_2 a également fixé le sien, et se hâtant sur ce point de fixation il a au contraire étiré son pédicule d'union avec A ; a_1 a poussé un long stolon grêle. Le lendemain (fig. 23) a_2 s'est complètement rapproché de son point de fixation qui est devenu son pied ; le stolon de a_1 commence à se fixer. Au cours des journées suivantes un remaniement transforme a_1 , qui tend à se libérer des débris de tunique qui marquent sa fixation première et acquérir comme nouveau pied le point de fixation de



Fig. 23. — Le polype A, le 22 septembre à 10 heures.

son stolon (fig. 24). A la fin de septembre, retour à Paris ; après quelques jours d'abandon les observations sont reprises le 20 octobre ; c'est seulement alors que les deux bourgeons apparaissent définitivement libérés de leurs dernières attaches avec leur parent A.

Le polype G est suivi à partir du 6 septembre. Pendant plusieurs jours il ne présente rien de spécial à noter qu'un stolon basilaire flottant. Le 11 septembre un premier bourgeon g_1 s'indique nettement, en forme de figue. Le 12 (fig. 25) ce bour-

des coquilles d'Huitres qui ont longtemps séjourné dans des vases noires et sont imprégnées de sulfure de fer ; elles ont pris une couleur d'ardoise foncée et se prêtent particulièrement bien à cet isolement de petits animaux hyalins.

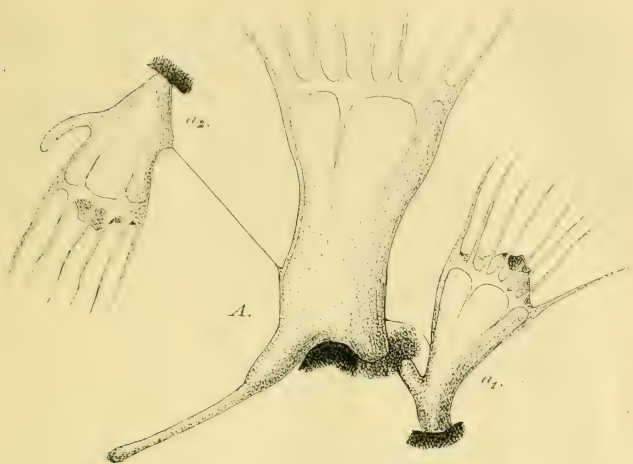


Fig. 24. — Le polype A, le 24 septembre à 9 h. 30.

geon a ouvert sa bouche et pousse son premier tentacule ; du côté opposé un stolon à base renflée paraît annoncer un autre bourgeon ; mais il se rétracte et se résorbe presque complète.

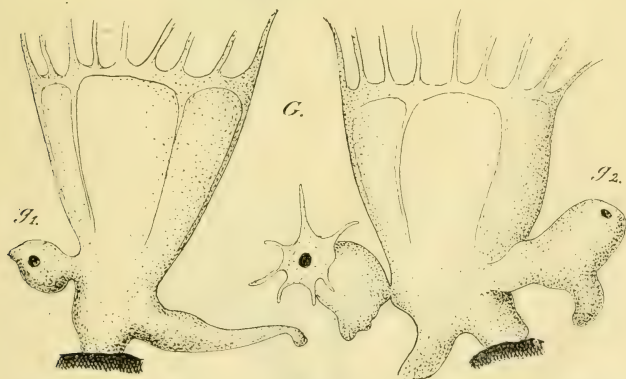


Fig. 25. — Le polype G, le 12 septembre à 10 h. 30, et le 19 septembre à 15 heures.



Fig. 26. — Le polype G, le 20 septembre à 14 heures.
Le support n'a pas été figuré.

ment au cours des journées suivantes. Après un repas de *Tubularia*, donné le 14, ce bourgeon g_2 réapparaît le 16 sous forme



Fig. 27. — Le polype G, le 21 septembre à 10 heures.

d'une excroissance ogivale; le 19 il se précise, ouvre sa bouche et se prolonge distalement par un stolon court et épais (fig. 25); g_1 qui a bien évolué pendant ce temps pousse aussi un stolon qui s'allonge beaucoup le lendemain (fig. 26); le parent G consolide d'autre part sa fixation par la poussée, dans sa région pédieuse, de plusieurs stolons et crampons polymorphes. Du 20 au 24 les bourgeons complètent leur nombre de tentacules (fig. 27 et 28); le 25, g_1 , en a une dizaine, dont un, perradial

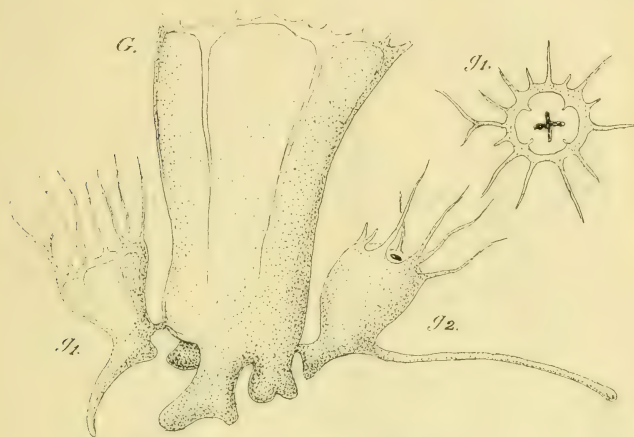


Fig. 28. — Le polype G, le 22 septembre à 11 heures.
Diagramme isolé de g_1 . Le support n'a pas été figuré.

distal, bifurqué et des moignons intercalaires; g_2 en a sept inégaux et de petits moignons.

Le polype K est suivi à partir du 10 septembre. Il présente alors (fig. 29) un stolon perradial à base élargie, qui prend le lendemain une forme de figue, et se fixe d'une manière précoce le jour suivant par sa partie distale en s'infléchissant simplement vers le support. Le 14 repas de *Tabularia*; le bourgeon k_1 au lieu de se différencier d'une façon normale, se condense à son point de fixation (fig. 29, III) et étire au contraire, en un fil très grêle son pédicule d'union; le 19 il est complètement séparé (fig. 30) et forme une sorte de petit sac dressé, à quelque

distance du pied du parent. Suivi jusqu'au 26 septembre, ce bourgeon persista sous la même forme sans présenter aucune différenciation notable ; il fut ensuite perdu de vue. Cette stagnation d'un bourgeon détaché d'une façon trop précoce contraste avec l'évolution rapide des bourgeons normaux, dont on a vu plus haut des exemples et qui restent unis au parent par

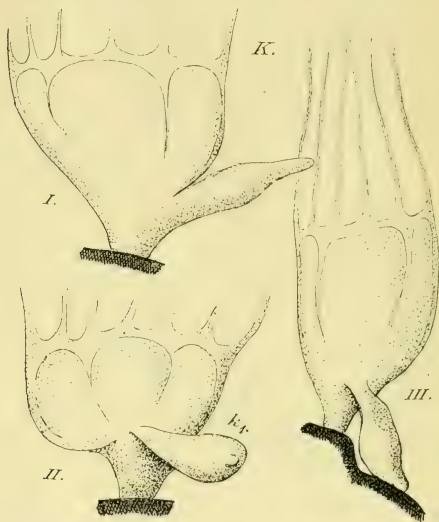


Fig. 29. -- Trois états successifs du polype K, les 10, 11 et 12 septembre à 40 h. 30.

un pont de tissus capable de continuer pendant quelques jours à leur amener des éléments nutritifs. Entre le 16 et le 26 septembre le polype K donna d'autre part un second bourgeon k_2 , celui-là normal, à cela près qu'il poussa simultanément deux premiers tentacules (fig. 30, VI) ; l'évolution ultérieure montra qu'il s'agissait du tentacule perradial distal et d'un perradial adjacent (fig. 30, VIII).

6. — Anomalies diverses.

Au cours de cet élevage de Scyphistomes, j'ai eu l'occasion d'observer, comme dans un élevage antérieur de *Cyanea capillata* Esch., de multiples anomalies. Les plus fréquentes sont des ramifications de tentacules, qui peuvent se produire à divers niveaux. Nous en avons déjà rencontré une dans l'histoire du

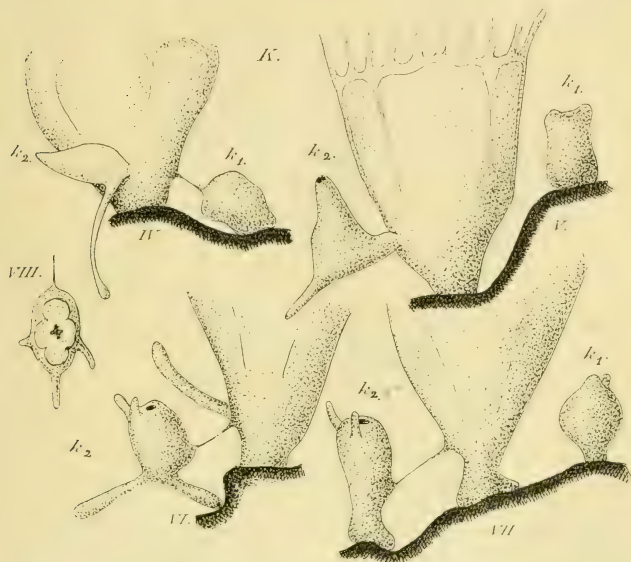


Fig. 30. — Etats ultérieurs du polype K et de ses bourgeons. IV, le 16 septembre à 11 heures. V, le 19 à 16 heures. VI, le 23 à 11 h. 30. VII, le 25 à 14 h. 30. VIII, k_1 le 26 à 9 h.

polype G (fig. 27, 28, p. 266). La figure 31 en montre des exemples variés allant de la simple ramification accessoire jusqu'au dédoublement complet d'un tentacule, deux files de cellules endodermiques de soutien étant simplement juxtaposées, dans un manchon unique d'ectoderme, au voisinage de la base d'insertion.

Une anomalie plus curieuse est celle du polype C, remarquée à partir du 3 septembre et que montrent les figures 32 et 33. Dans la région supérieure du calice, peu au-dessous de l'insertion de la couronne tentaculaire, une des poches perradiales s'évagine en une protubérance latérale imperforée qui porte à son sommet trois tentacules. Détaché de sa fixation primitive, ce polype fut isolé en boîte de Pétri et suivi jusqu'au 10 septembre. Il présenta pendant cet intervalle diverses alternatives de poussée ou de rétraction de stolons, conduisant à une fixation

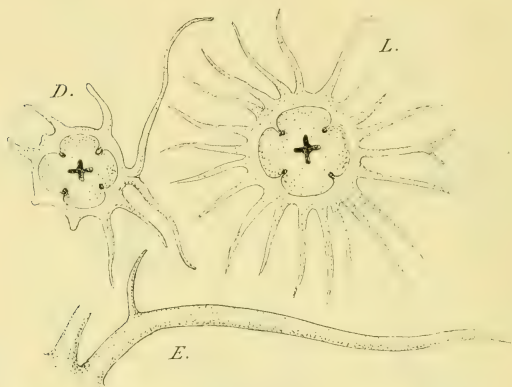


Fig. 31. — Divers cas de ramification de tentacules.
En D, dédoublement complet d'un tentacule perradial.

nouvelle et multiple sur le fond de la boîte de Pétri. Mais pendant tout cet intervalle, il n'y eut aucune modification notable de la protubérance anormale, que les figures 32 et 33 montrent simplement à diverses phases d'extension. Il s'agit donc bien là d'une monstruosité et, non d'un début de bourgeonnement; on ne doit pas non plus interpréter cette anomalie comme un simple déplacement d'insertion des tentacules correspondants à la poche perradiale intéressée; celle-ci porte en effet au bord marginal du calice quatre tentacules insérés deux en situation régulière, et deux autres un peu en dedans, du côté de la bouche.

Enfin la figure 34 représente un Scyphistome réalisant d'une manière presque parfaite le type de symétrie hexamère. On sait que certaines Scyphoméduses, l'*Aurelia aurita* Lam. en

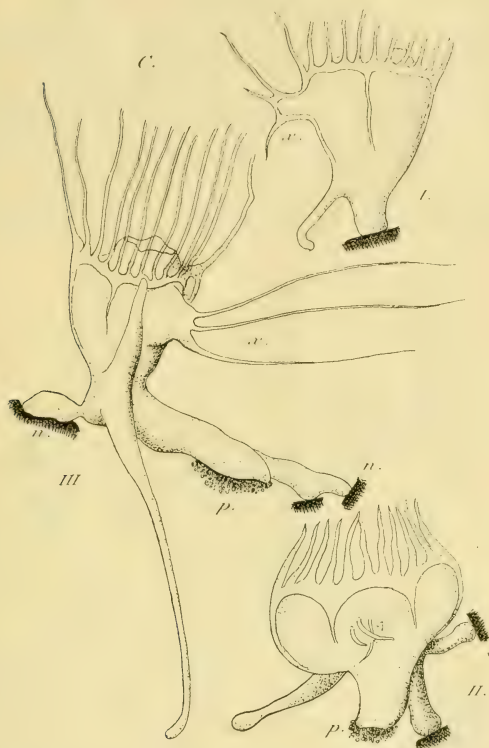


Fig. 32. — Trois aspects successifs du polype C, porteur d'une anomalie latérale *x*; *p*, pied primitif; *n*, nouvelles fixations. I, 3 septembre à 14 heures; II, 4 septembre à 14 heures; III, 6 septembre à 11 heures.

particulier, sont connues pour présenter fréquemment des cas d'hypométrie ou d'hypermétrie (BALLOWITZ). Comme je l'écrivais dans une note sur les *Cyanea*, il est bien vraisemblable que les individus adultes anormaux qui ont été observés provenaient

de Scyphistomes présentant exactement la même anomalie. Le cas actuel vient à l'appui de cette opinion : la strobilation de ce polype eût évidemment donné naissance à des méduses hexamères comme lui.

7. — Position systématique des Scyphistomes étudiés.

Il est malaisé de déterminer, sous la forme Scyphistome, l'espèce que l'on a entre les mains. Par l'allure de ses stolons multiples et polymorphes, la forme que j'ai étudiée rappelle particulièrement celle que L. AGASSIZ a figurée (1860, pl. XI a) en la rapportant à l'*Aurelia flavidula* Péron et Lesueur. Par



Fig. 33. — Deux aspects ultérieurs du polype C.
IV, le 7 septembre à 10 heures ; V, le 10 septembre à 10 heures.

une singulière coïncidence, une des figures de cet auteur (*Ibid.*, pl. XI, fig. 25, c.) montre dans un polype en voie de strobilation une anomalie presque identique à celle que j'ai signalée plus haut (fig. 32 et 33). Au contraire, les processus que j'ai observés diffèrent par certains détails de ceux que HÉROUARD a étudiés chez les Scyphistomes de Roscoff, qu'il rapporte à la *Chrysaora isosceles* Esch.; en particulier, chez ces derniers, il ne paraît pas y avoir coexistence de stolons stériles avec des bourgeons, ni de bourgeons en forme de figue, naissant directement sur le parent et sans rapport avec un stolon. Aussi ai-je

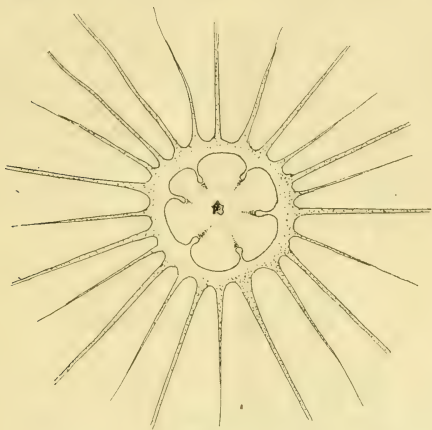


Fig. 34. — Scyphistome à type hexamère.

émis dans une note préliminaire (1921), l'hypothèse que les Scyphistomes faisant l'objet de mon étude pouvaient se rapporter à l'*Aurelia aurita* Lam., commune sur nos côtes. Depuis, j'ai observé sur la tunique servant de support des kystes qui me paraissent tout à fait analogues aux kystes pédieux que HÉROUARD₂ et HADZI ont fait connaître chez les Scyphistomes de *Chrysaora*. Malgré les différences de détail rappelées plus haut, il ne serait pas impossible que les Scyphistomes des écluses de Boulogne fussent spécifiquement identiques à ceux des baes et du vivier de Roscoff.

Je ferai en terminant une remarque. Le Scyphistome est

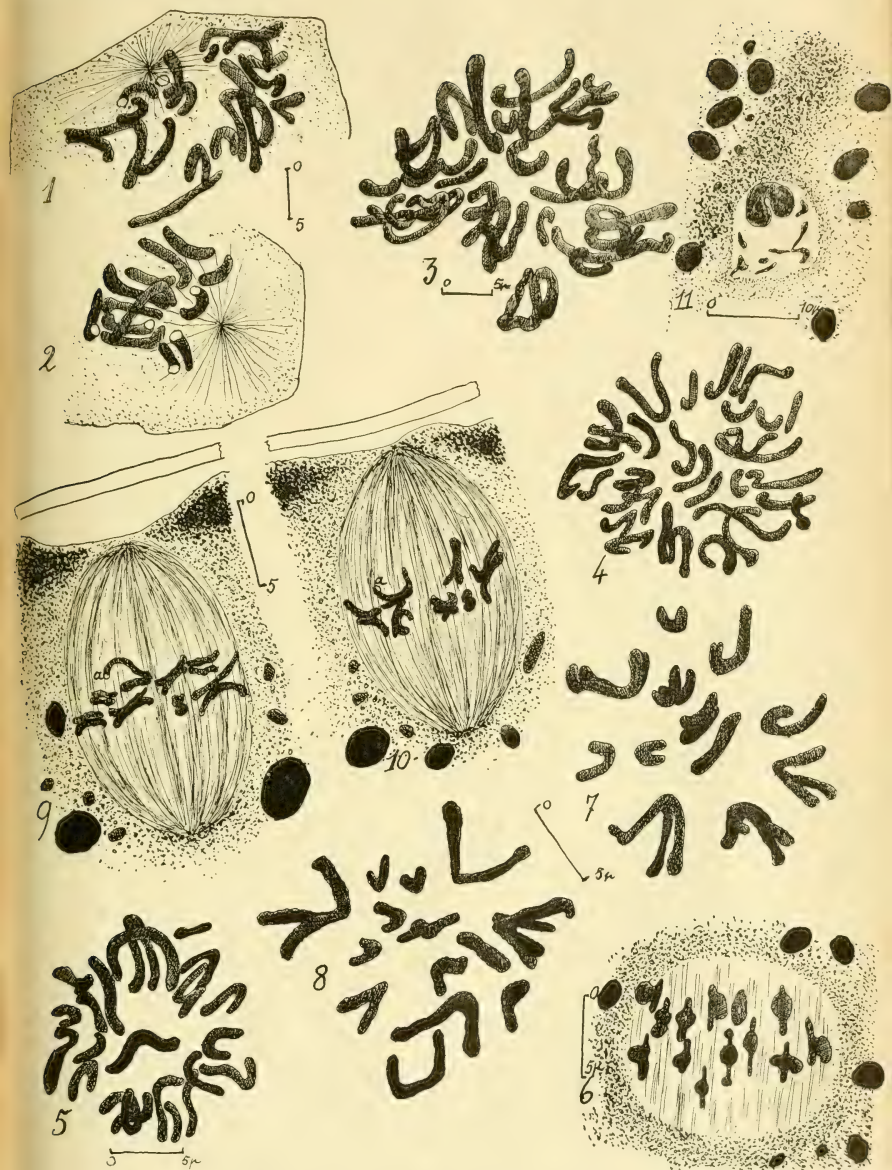
généralement considéré comme une simple forme jeune de la Méduse. Cette manière de voir procède des premières découvertes qui furent faites sur le cycle évolutif des Acalèphes : et elle se justifie si l'on veut à la fois par la taille microscopique du Scyphistome, comparés aux grandes dimensions de la Méduse, et par le fait que ce polype succède immédiatement à la planula issue de la segmentation de l'œuf. Mais les progrès de nos connaissances ont montré que le Scyphistome n'est nullement une simple forme transitoire (comme le sont les vraies formes larvaires) intercalée entre l'œuf et la méduse. Après chaque saison de strobilation, il réapparaît sous sa forme simple jusqu'à la saison suivante ; il peut se multiplier par bourgeonnement, donner des statoblastes qui reproduiront aussi sa forme caractéristique. Il constitue donc une phase particulière du cycle évolutif de l'espèce, phase essentiellement caractérisée par la diversité des processus de multiplication asexuée, et qui est homologue du polype colonial des Hydrozoaires. C'est à cette forme polype, acquérant alors, avec la maturité sexuelle, des dimensions notables, que se réduit le cycle des Lucernaires.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ (L.). — *Contributions to the Natural History of the United States of America*, t. III, Boston, 1860.
- BALLOWITZ (E.). — Ueber Hypomerie und Hypermerie bei *Aurelia aurita* Lam. *Arch. f. Entwickl. mech.*, t. VIII, 1899.
- HADZI (J.). — Ueber die Podozysten der Scyphopolypen. *Biolog. Centralblatt*, t. XXXII, 1912 (52-60, 4 fig.).
- HÉROUARD (E.). — Existence de statoblastes chez le Scyphistome. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. CLXV, 1907.
- Sur un Acraspède sans méduse, *Tentiothrya roscoffensis* *Ibid.* t. CXLVII, 1908.
- Sur les cycles évolutifs d'un Scyphistome. *Ibid.*, t. CXLVIII, 1909.
- Sur le mode de fixation au sol des Scyphistomes par des tonofibrilles. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XXXVI, 1911 (15-19, 3 fig.).
- PÉREZ (CH.). — Un élevage de Scyphistomes de *Cyanea capillata*. *Bull. Biol. France et Belgique*, t. LIV, 1920-21 (168-178, pl. 3-4).
- Processus de multiplication par bourgeonnement chez un Scyphistome. *Bull. Soc. Zool. France*, t. XLV, 1921.

EXPLICATION DE LA PLANCHE I

- Fig. 1 et 2. — Les deux coupes se rapportent à une même prophase d'embryon fécondé, au stade du bouchon d'Ecker. Les parties non hachurées des chromosomes correspondent aux points affleurant le plan de coupe. On peut compter de 30 à 33 chromosomes. Le grossissement est indiqué par une échelle (Projection d'un micromètre objectif au même grossissement).
- Fig. 3, 4 et 5. — Trois métaphases en vue polaire ayant trait à un embryon analogue. On remarquera en 3 la torsion prophasique qui subsiste encore sur plusieurs chromosomes, on y comptera 25 éléments. Il y en a 32 sur la figure 4 et seulement 22 en 5.
- Fig. 6. — Vue oblique d'une métaphase de 1^{re} émission polaire. Dessin combiné d'après deux coupes. On compte 13 éléments.
- Fig. 7 et 8. — Deux vues polaires de métaphases de 2^e émission polaire. 12 chromosomes en 7, 14 en 8. Remarquer la division longitudinale perceptible sur un grand nombre de chromosomes.
- Fig. 9 et 10. — Deux coupes d'une même métaphase de second globule polaire. Un des éléments marqué *a* est à cheval sur les deux coupes. Il y a ainsi 14 chromosomes tous divisés longitudinalement.
- Fig. 11. — Matériel étranger introduit par le stylet. On distingue la trainée pigmentaire, le noyau en bissac provenant sans doute d'un leucocyte, entouré de cytoplasme qui ne se mélange pas avec celui de l'œuf, et qui renferme des blocs chromatiques de signification inconnue.
-



Étude des chromosomes chez *R. temporaria*.

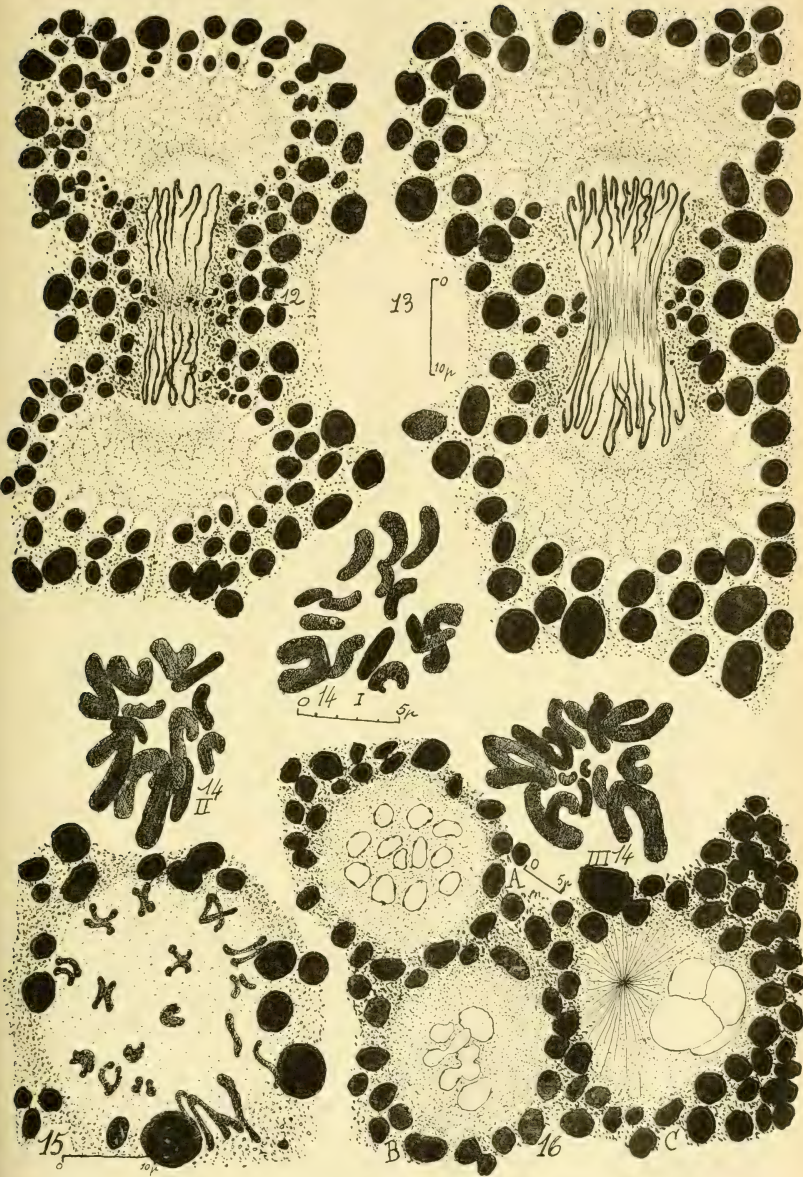
EXPLICATION DE LA PLANCHE II

Fig. 12 et 13. — Deux anaphases provenant de deux œufs du même âge (16 heures d'évolution) dont l'un a le stock haploïde, l'autre le nombre double. Une seule coupe a été représentée dans les deux cas. Le grossissement est le même.

Fig. 14, I, II, III. — Trois métaphases d'un embryon de 6 jours, provenant de la même région des plaques latérales. Les chromosomes en nombre de 15 (I), 42 (II), 15 (III) ont été ordonnés suivant leur taille et ont servi à construire le diagramme donné dans le texte (Fig. V, p. 69).

Fig. 15. — Vue polaire d'une couronne d'anaphase sur laquelle se distingue la division anaphasique. De 14 à 17 anses dont trois seulement ne paraissent pas divisées. Peut-être proviennent-elles d'ailleurs, au moins pour ce qui concerne les deux le plus à droite, d'un couple dissocié.

Fig. 16. — Obtenue en groupant trois stades de plus en plus avancés de la télophase (A, B, C). On compte facilement en A 12 vacuoles correspondant aux 12 chromosomes de l'anaphase précédente. En B les vacuoles ont conflué, en partie tout au moins. Enfin en C le noyau au repos est reformé.



Étude des chromosomes chez *R. temporaria*.

R. HOVASSE. *Ad Nat.* del.

LA VOUTE PALATINE DES SALAMANDRIDÆ

Son évolution avant, pendant et après la métamorphose,
suivant les conditions biologiques.

(Avec la planche III)

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION.	277

PREMIÈRE PARTIE

Les faits

I. HISTORIQUE	279
II. LA VOUTE PALATINE de <i>Salamandra maculosa</i> Laur.	285
1. Jeune larve de 20 mm. (fig. 1), p. 285. — 2. Jeune larve de 25 mm. (fig. 2), p. 287. — 3. Larve de 56 mm. (fig. 3 et 4), p. 288. — 4. Larve de 57 mm. (fig. 5 et 6) au début de la métamorphose, p. 292. — 5. Larve de 65 mm. (fig. 7 et 8) au début de la métamorphose, p. 296. — 6. Larve de 59 mm. (fig. 9 et 10) en pleine métamorphose externe, p. 300. — 7. Larve de 61 mm. (fig. 11, 12, 13) au dernier tiers de la métamorphose externe, p. 303. — 8. Larve de 69 mm. (fig. 14, 15, 16, 17) aux trois quarts de la métamorphose externe, p. 306. — 9. Larve de 62 mm. (fig. 18, 19, 20, 21) à la fin de la métamorphose externe, p. 309. — 10. Jeune Salamandre à l'état parfait de 70 mm. (fig. 22 à 25), p. 314. — 11. <i>Salamandra maculosa corsica</i> , adulte de 17 cm. 5, p. 326.	
III. LA VOUTE PALATINE d' <i>Amblystoma tigrinum</i> Green et d' <i>Amblystoma opacum</i> Grav.	326
A. <i>Larves normales en bonne santé</i> , p. 327. — 12. Jeune Axolotl de 20 mm. (fig. 27), p. 327. — 13. Jeune Axolotl de 28 mm. (fig. 28), p. 328. — 14. Axolotl de 6 mois, de 9 cent. (fig. 29 et 30), p. 331. — 15. Axolotl mâle de 17 cm. (fig. 31 et pl. III A), p. 335. — 16. Axolotl femelle de 6 ans et 22 cm. (fig. 32 et 33), p. 338.	
B. <i>Axolotls en état de misère physiologique</i> , p. 344. — 17. Axolotl femelle de 19 cm. morte de maladie (fig. 34), p. 345. — 18. Axolotl de 15 cm. réfractaire à la métamorphose (fig. 35),	

- p. 346. — 19. Jeune Axolotl de 9 cm. réfractaire à la métamorphose (fig. 36), p. 347. — 20. Petit Axolotl de 82 mm. mort d'inanition (fig. 37), p. 349. — 21. Jeune Axolotl de 9 cm. réfractaire à la métamorphose, mort d'inanition (fig. 38 et 39), p. 352.
- C. *La métamorphose chez Amblystoma tigrinum*, p. 355. — 22. Jeune Axolotl de 11 cm. à la fin de la métamorphose externe (fig. 40), p. 356. — 23. Jeune Amblystome de 11 cm. nouvellement métamorphosé (fig. 41), p. 358. — 24. Jeune Amblystome de 15 cm. ayant acquis sa parure terrestre depuis 3 semaines (fig. 42 et 43), p. 361.
- D. *Les demi-Amblystomes branchiés*, p. 365. — 25. Demi-Amblystome branchié de 17 cm. (fig. 43 et 44), p. 367. — 25 bis. *Id.* (pl. III C), p. 371. — 26 *Id.* de 13 cm. 5, p. 372.
- E. *Les Amblystomes parfaits*, p. 372. — 27. *Amblystoma tigrinum* femelle de 16 cm 5 (fig. 46 et 47), p. 372. — 28. *Id.* mâle de 19 cm. (fig. 48, 49, 50, 51 et pl. III D), p. 382. — 29. *Amblystoma opacum* adulte de 13 cm. 7 (fig. 52), p. 384.

DEUXIÈME PARTIE

Considérations générales et conclusions

I. L'ARC DENTÉ INTERNE DE LA VOUTE PALATINE CHEZ LES LARVES DE SALAMANDRIDÉE. Il n'est à l'état normal composé que de deux os, le vomer et le ptérygo-palatin	387
II. LE PALATIN N'EXISTE PAS CHEZ LES SALAMANDRIDÉE A L'ÉTAT PARFAIT	388
III. LES CHANGEMENTS D'ASPECT DE L'ARC VOMÉRO-PTÉRYGO-PALATIN SUIVANT L'ÂGE A L'ÉTAT LARVAIRE	393
IV. LA DISPARITION DE LA TIGE ET DE LA PALETTE DENTÉE PTÉRYGO-PALATINE AU DÉBUT DE LA MÉTAMORPHOSE.	396
V. LE MODE D'ÉDIFICATION DU VOMER DÉFINITIF (fig. 53)	398
VI. LE MODE DE FORMATION DU PTÉRYGOÏDE OSSEUX DÉFINITIF.	405
VII. LA CONFORMATION DES DENTS ET LE MÉCANISME DE LEUR CHUTE PENDANT LA MÉTAMORPHOSE	408
VIII. LA DISPARITION DE L'AUTOSTYLIE A L'ÉPOQUE DE LA MÉTAMORPHOSE.	411
IX. LA SIGNIFICATION PHYLOGÉNIQUE DE L'APPAREIL DENTÉ PTÉRYGO-PALATIN.	412
X. LES RAPPORTS ENTRE LA STRUCTURE DE LA VOUTE PALATINE ET LES CONDITIONS DE VIE CHEZ LES SALAMANDRIDÉE.	420

INTRODUCTION

Ce travail ne vise pas à la description de la voûte palatine chez un grand nombre d'espèces ; il tend seulement à la mieux connaître chez quelques animaux. Il a trait spécialement à l'évolution, tant ontogénique que phylogénique, de l'arc denté interne voméro-ptérygo-palatin, chez deux espèces de Salamandridæ, *Salamandra maculosa* Laur. et *Amblystoma tigrinum* Green. La première est prise comme type des Salamandridæ mécodontes à dents vomériennes disposées, à l'état adulte, sur une apophyse longitudinale. La seconde représente les Salamandridæ léchridontes pourvus, dans la forme parfaite, d'un bord vomérien denté transversal ; sa larve est universellement connue sous le nom d'Axolotl. Des savants éminents, CUVIER (1837), OWEN (1866), FRIEDREICH et GEGENBAUR (1849), O. HERTWIG (1874), WIEDERSHEIM (1877), PARKER (1877), ont décrit les caractères de l'architecture crânienne dans les différents groupes d'Urodèles, mais il m'a paru qu'avec les techniques actuelles il y avait grand intérêt à reprendre l'une des questions traitées, l'étude de l'arc denté interne, considéré comme représentant la mâchoire supérieure primitive, parce que cette question touche aux points les plus importants de l'anatomie comparée et de la phylogénie des Vertébrés.

Je me suis servi soit d'animaux frais intacts ou partiellement dépouillés au préalable de leurs parties molles par la morsure de jeunes têtards ou de Chironomes, soit d'animaux conservés dans l'alcool. J'ai étudié par la dissection, sous le microscope binoculaire, à des grossissements variant de 8 à 35 fois, les trois éléments osseux, cartilagineux et fibreux dont se compose l'appareil voméro-ptérygo-palatin ; j'ai examiné sa constitution, ses rapports, ses modifications suivant l'âge, aux différents temps de la métamorphose, à différentes époques de la forme parfaite, et suivant diverses conditions biologiques imposées aux animaux. A l'étude des deux espèces citées, chez lesquelles j'ai suivi l'évolution morphologique de l'arc denté, je joins l'observation d'un *Amblystoma punctatum* Gray. adulte, dont la structure de la voûte palatine complète heureusement celle des espèces précé-

dentes et aide à la compréhension générale de la base du crâne chez les Urodèles.

C'est dans les manifestations de la métamorphose que j'apporte le plus de documents nouveaux, pour la raison que les changements métaboliques effectués dans l'arcade dentée interne n'ont encore fait l'objet d'aucune description complète. Les auteurs classiques, gênés par l'absence de renseignements, persuadés qu'il existe un palatin isolé chez la larve, ont voulu à tout prix marquer sa position chez l'adulte et lui ont assigné, suivant les groupes d'Urodèles, une place différente. Or *il n'existe pas de palatin isolé chez la larve normale et la région palatine du ptérygo-palatin disparaît totalement pendant la métamorphose*. Ces résultats n'ont été obtenus qu'en mettant constamment en parallèle l'observation biologique et l'observation anatomique. Ils soulignent combien les anatomistes auraient intérêt à connaître la manière de vivre des animaux qu'ils étudient. Ce n'est que dans des cas pathologiques ou à la suite d'un jeûne prolongé que le palatin de la larve se divise et forme deux os séparés, un ptérygoïde et un palatin. Il apparaît donc comme nécessaire d'observer les structures en fonction des conditions de vie. Disséquer des animaux qui meurent au cours d'un élevage, sans se préoccuper de la cause de leur mort et de leurs antécédents, c'est risquer de prendre une disposition morbide pour la conformation régulière, c'est se mettre dans le cas d'attribuer à certains organes modifiés une valeur inexacte, et de donner à leurs différentes parties une appellation illégitime. L'anatomie d'un être témoigne à la fois de sa constitution spécifique et de son état biologique.

Les Urodèles sont les seuls Vertébrés terrestres qui manquent de palatin. L'absence de cet os n'est pas une singularité sans importance ; elle est, au contraire, liée à une conformation spéciale de la tête que j'ai fait ressortir en 1910, en même temps que j'insistais sur le caractère primitif de l'arc denté interne de la larve. Dans le travail actuel j'apporte, à l'appui de ces premières conclusions, de nouveaux arguments. Ils tendent à prouver l'impossibilité de faire descendre les Urodèles des Stégocéphales et l'obligation de faire remonter directement leur origine aux Poissons. Les travaux récents sur *Lysorophus tricarinatus* (Sollas, 1920) confirment ce point de vue en établissant la présence

d'un ancêtre des Urodèles dans le Carbonifère supérieur et le Permien de l'Illinois, du Texas et d'Oklahoma, à côté des Stégocéphales.

Le mémoire est divisé en deux parties. Dans la première, après un historique où les opinions des auteurs classiques sont exposées, je passe à la description des documents que j'ai recueillis. Chez *Salamandra maculosa*, j'ai suivi pas à pas la série des phénomènes de croissance et de métamorphose. Chez *Amblystoma tigrinum* j'ai entrepris une étude plus variée. J'examine d'abord l'arc denté primitif chez les larves en bonne santé, aux différents âges, puis je montre les effets de la régression osseuse consécutive aux maladies cachectiques et au jeûne prolongé. J'analyse ensuite les changements opérés pendant la métamorphose et spécialement à la fin des transformations de la parure externe. Je décris dans un chapitre spécial la constitution de la voûte palatine chez les « demi-Amblystomes branchiés » que j'ai obtenus par voie expérimentale, en arrêtant les changements métaboliques à mi-chemin de la métamorphose définitive, et je termine cette première partie par l'exposé de la structure du palais chez les Amblystomes parfaits.

La seconde partie est consacrée à la mise en œuvre des documents exposés dans la première. Elle est divisée en dix chapitres ; les faits y sont groupés d'une manière synthétique, suivant leur nature, et comparés entre eux, dans le but de soutenir les conclusions générales qui se dégagent du travail.

PREMIÈRE PARTIE

LES FAITS

I. — Historique

On peut grouper en deux catégories les opinions divergentes des auteurs qui se sont occupés de la voûte palatine des Urodèles. Chacune de ces catégories correspond à une époque scientifique déterminée et dépend à la fois de la mentalité des savants à cette époque et de leur méthode de travail. CUVIER et ses contemporains utilisaient surtout la dissection comme

moyen technique et étudiaient spécialement l'anatomie des formes adultes. Plus tard, dans la seconde moitié du XIX^e siècle, à la suite de KÖLLIKER et d'O. HERTWIG, les savants se sont adonnés aux recherches microscopiques chez les embryons. Par la méthode des coupes, ils ont amassé de très nombreux éléments d'information sur le développement du squelette ; mais ils avaient dans les moindres résultats de leurs investigations morphologiques une confiance aveugle et s'inquiétaient fort peu de l'état physiologique que présentaient les animaux avant leur fixation ou leur mort. Aussi, en ce qui concerne la voûte palatine des Urodèles, ont-ils commis des erreurs. D'autre part, se jugeant mieux informés que CUVIER, ils ont entrepris de réformer ses conceptions.

CUVIER, dans ses Leçons d'Anatomie comparée, dit en décrivant la tête de la Salamandre terrestre (2^e édit., 1837, p. 568) : « Les vomers forment le plancher des narines et donnent chacun une pointe grêle qui marche en arrière sous le sphénoïde, parallèlement à sa correspondante. Ces os, le long de leur attache au sphénoïde, portent les deux rangées longitudinales des dents du palais des Salamandres. *Il n'y a point de palatins* ». Pour l'Axolotl, CUVIER (p. 571) n'indique pas non plus de palatin interposé entre les vomers et les pterygoïdiens ; « ceux-ci, élargis et presque membraneux le long de leur attache avec le tympanique, atteignent ces vomers et portent aussi en avant et à leur bord externe un petit groupe de dents ». Il insiste aussi (p. 572) sur l'absence de palatins chez *Amphiuma tridactylum* : « Les maxillaires forts et épais se terminent par une pointe libre en arrière ; entre eux, en dessous, sont deux os longs, d'abord unis sur la ligne médiane, puis séparés par une longue pointe du sphénoïde, et que l'on nommerait les palatins, si par analogie avec ce que nous avons observé dans les genres précédents on ne devait pas leur conserver le nom de vomers ». Cependant il est indécis quand il s'agit de la Syrène (p. 575) : « ces plaques, dont nous avons vues les analogues dans l'axolotl, peuvent être considérées avec égale raison comme des vestiges ou de vomers, ou de palatins, ou même de pterygoïdiens ». D'autre part il n'a pas toujours donné un avis catégorique sur la valeur des os de la voûte palatine chez les Salamandres adultes ; voici en effet comment il s'exprime sur

l'*Axolotl* dans les « Ossements fossiles » (1824, p. 415) : « à la place de ces os larges et fixes que j'ai appelés vomers ou palatins, etc. ».

Pour les successeurs de CUVIER il ne fait pas doute que chez l'adulte les os postérieurs de la voûte palatine ne soient des ptérygoïdes mais ils n'osent se prononcer sur la signification réelle des os antérieurs. OWEN (1866, p. 88) hésite même sur le nom à donner aux os antérieurs chez l'*Axolotl* : « Two bones attached to the anterior and outer part of the basiscranial bone, and which may be regarded either as vomerine or palatal ... »

O. HERTWIG (1874, p. 114) prend nettement parti contre CUVIER et OWEN qui n'ont décrit que deux os au palais des Urodèles. Il attribue leurs résultats chez l'*Axolotl* à ce qu'ils n'ont observé que de jeunes animaux et se trouve d'accord avec FRIEDREICH et GEGENBAUR (1849) pour affirmer que l'arc denté interne de cette larve est composé de trois os. Du reste, en général, ces trois os, le vomer, le palatin, le ptérygoïde, sont présents chez tous les Urodèles comme chez tous les Amphibiens. La larve ne possède d'abord que deux os, un vomer, un ptérygo-palatin ; mais plus tard, sauf chez *Proteus* et *Menobranchus*, ce dernier se divise en deux. On trouve à cette règle des exceptions et quelques variantes. Ainsi chez *Siren*, le ptérygoïde manque. Chez les Dérotrèmes, *Amphiuma*, *Menopoma*, *Cryptobranchus*, et chez *Plethodon glutinosus*, le palatin disparaît. Chez *Triton* le palatin soudé au ptérygoïde au temps larvaire (fig. 33, Pl. I) l'est au vomer à l'état adulte (fig. 5 et 22). Par contre, chez *Salamandra maculosa* adulte (p. 17, fig. 23, 24, 36, Pl. I) le palatin se rencontre isolé ; c'est un petit os denté qui prolonge l'apophyse du vomer au-dessous de la table osseuse du parasphénoïde. O. HERTWIG (p. 114, 115, fig. 3 a suivi le début de la métamorphose chez *Salamandra maculosa*, sur des larves de 63, 66, 69 millimètres ; il a remarqué que c'est à ce moment seulement, de même que chez *Triton* (p. 116, fig. 33 et 4), que le palatin se sépare du ptérygoïde ; mais cette séparation, due nettement chez ces animaux à la métamorphose, ne le fait pas douter un instant que le palatin ne s'isole pendant la vie larvaire chez *Amblystoma*.

Mais bien qu'il n'ait pas vu les modifications ultimes du palatin il déclare péremptoirement que « besonders das Palatinum

weiter nach der Mittellinie des Schädels und nach rückwärts wandert ».

Il montre nettement le processus de résorption osseuse du vomer limité au bord antéro-externe tandis que le bord postérieur, siège d'une néoformation dentaire, recule.

WIEDERSHEIM (1877) suit généralement O. HERTWIG dans sa façon de concevoir et de désigner les os de la voûte buccale ; il les décrit chez un nombre considérable d'espèces. Pour lui, comme pour O. HERTWIG les Axolotls âgés ont un palatin et un ptérygoïde séparés (p. 460), et cependant les figures 31 et 44 représentent des Axolotls presque adultes qui ont encore un ptérygo-palatin sans division. Pourtant il n'est pas de son avis en ce qui concerne *Amblystoma punctatum* ; car tandis qu'O. HERTWIG considère les Dérotrèmes adultes comme dépourvus de palatin, il observe chez celui-ci une séparation en deux de la lisière postérieure du vomer et regarde comme palatin la partie externe placée derrière la choane. Il admet aussi la présence du palatin chez *Salamandra maculosa*, à la partie postérieure de l'apophyse dentée. Il introduit dans l'explication des faits anatomiques quelques considérations biologiques ; ainsi il admet que chez *Triton viridescens* (p. 467, fig. 136) le ptérygoïdien massif forme un appui résistant contre lequel la mâchoire inférieure vient écraser les Coléoptères, les Sauterelles et les Cloportes dont l'animal se nourrit. A propos des Salamandridæ léchriodontes, observant qu'un ptérygoïde osseux manque aux animaux pourvus de dents sphénoïdales, il estime que le développement de la plaque dentée nouvelle doublant le parasphénoïde, résulte d'une excitation spéciale de la muqueuse palatine médiane comprimée par les aliments en l'absence des ptérygoïdes, et il suggère, pour vérifier cette hypothèse, d'extirper ces os chez les Salamandridæ léchriodontes qui en sont pourvus. Il conçoit une évolution du type léchriodonte primitif à dents vomériennes transversales (*Amblystoma*) vers le type mécodonte à dents vomériennes longitudinales (*Salamandra*, *Triton*) par l'allongement progressif du voméro-palatin, selon la série : *Gyrinophilus*, *Anädes*, *Ranodon*, *Desmognathus* (p. 526-530).

PARKER (1877) connaît le travail de WIEDERSHEIM et adopte sa nomenclature. Dans un premier travail, il dit étudier « all

the morphological changes or metamorphoses undergone by a tailed Amphibian » en prenant comme types *Siredon* et *Seironota* ; mais s'il décrit longuement le développement larvaire et l'état adulte de ces animaux il ne suit nullement les transformations de leur voûte palatine pendant la métamorphose. Il voit d'abord le palatin né derrière le vomer s'étendre vers le cartilage carré en formant une aile ptérygoïdienne, comme chez *Proteus*, *Menobanchus* et les Dipneustes ; mais il constate ensuite sa séparation de l'aile ptérygoïdienne chez l'Axolotl (Axolotl de 38 mm. de long, Pl. 24, fig. 1, 2, 3, 4 ; Pl. 25, fig. 1, 2 ; Pl. 26, fig. 1, 2, 3, 4). Il le reconnaît encore comme un os distinct chez l'Amblystome (Pl. 24, fig. 6) et le figure circonscrivant en arrière la narine interne et se dirigeant vers le maxillaire. Ainsi, de longitudinal chez la larve, le palatin a tourné chez l'adulte à angle droit « like a railway signal » (p. 566) ; et devenu transversal il se trouve maintenant le « bony counterpart » du cartilage antorbital. Chez *Proteus*, l'état larvaire persiste. Chez *Seironota* (*Salamandrina*) *perspicillata*, le vomer et le palatin d'un côté naissent d'une lamelle osseuse commune ; puis leur union cesse au dernier stade de la vie larvaire ; mais elle se reproduit de nouveau chez l'adulte (Pl. 29, fig. 5). Seulement ici le palatin n'est plus une languette transversale dentée attachée au maxillaire et en rapport avec le cartilage antorbital ; il devient un prolongement denté postérieur et filiforme du vomer, orienté dans le sens longitudinal, sous le parasphénoïde.

PARKER, dans ses travaux ultérieurs (1882) sur le développement de la tête des Urodèles, maintient ses conceptions premières. Le palatin est toujours présent chez l'adulte des Urodèles ; seulement sa position n'est pas fixe ; il est placé différemment suivant les groupes, sans que l'auteur indique du reste le mode de son déplacement ; on le trouve soit à la partie antérieure, soit à la partie postérieure du vomer et, dans ce dernier cas, soit en dehors, soit du côté de la ligne médiane. Chez *Sieboldia maxima* et chez *Menopoma*, il n'est plus situé comme chez les Salamandridæ dans la région postérieure du vomer, mais attaché à sa partie antéro-externe dentée (Pl. 37, fig. 1 ; Pl. 38, fig. 2). Il décrit et figure une larve de *Triton cristatus* (p. 102 ; Pl. 40, fig. VII), au commencement de la métamorphose, chez qui les palatins, isolés des ptérygoïdes, sont accolés à la

partie postérieure du vomer ; mais je ne comprends pas qu'il qualifie plus loin de « ménopomien » le palais du Triton à ce stade puisqu'il a figuré précédemment (Pl. 38, fig. 2) le palatin de *Menopoma* à la partie antéro-externe du vomer. Il trouve enfin que le palatin du Triton adulte forme le long prolongement denté postérieur du vomer ; mais, de même que WIEDERSHEIM, il n'indique sur le voméro-palatin (Pl. 41, fig. II) aucune trace de suture qui puisse marquer la limite des deux os.

La genèse des os de la voûte palatine a été résumée par GAUPP (1906, p. 688) ; je renvoie le lecteur à son travail pour la description particulière de chaque pièce osseuse et le mode de sa formation. Je rappelle qu'O. HERTWIG (1874) a décrit trois manières différentes pour les os de se développer : 1° par l'union de socles dentaires supportant des dents durables et fonctionnelles, remplacées aussitôt tombées (bords dentés des os qui forment les mâchoires et la voûte palatine) ; 2° par l'union de socles dentaires supportant des dents qui n'ont qu'une existence éphémère, ne sont pas remplacées et laissent après leur chute une plaquette osseuse durable (processus palatin des pré-maxillaire et maxillaire, tablettes osseuses du vomer et de la partie dentée du ptérygo-palatin) ; 3° par l'ossification directe du chorion muqueux sans participation des dents (tige et aile ptérygoïdiennes, parasphénoïde). Cet auteur n'a observé que le début de la métamorphose du vomer chez *Salamandra maculata*, mais il a nettement saisi le mode suivant lequel s'effectue la première phase de son remaniement et qui consiste en la production de nouvelles dents à son bord interne tandis qu'à son bord externe, les dents tombent en découvrant une plaquette osseuse née de l'union des socles dentaires (1874, p. 115, Taf. I, fig. 3 et 4). Mais d'autre part, comme on le verra au cours de ce travail (Voir II^e partie, chap. III), le vomer adulte ne se forme pas seulement, comme celui de la larve, par l'union de socles dentaires ; son ossification a une double origine, dentaire et membraneuse.

Le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles étudié d'abord par WIEDERSHEIM (1877), puis par STORR (1879) et par WINSLOW (1898), ne suit pas la direction oblique en avant et en dedans de l'arc osseux voméro-ptérygo-palatin ; il s'oriente au contraire en dehors vers la pointe du maxillaire supérieur et, à son maxi-

mun de développement (*Ranodon*) s'unit au cartilage antéorbital. L'arcade formée par cette union ressemble à l'anse cartilagineuse latérale du crâne des Anoures. Celle-ci est beaucoup mieux développée et plus complète ; aussi la plupart des auteurs la considèrent-ils comme représentant l'état primitif dont le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles n'est qu'une forme dégradée. GAUPP (1893-1901-1906) va même plus loin et regarde ce dernier comme une formation secondaire en raison de sa naissance tardive, de son émiettement chez *Triton*, de son absence chez les Perennibranches. Comme preuve du bien fondé de leur interprétation, les auteurs tirent argument de la conformation de la base du crâne chez les Stégocéphales et particulièrement chez les Prottritons (Branchiosauriens) ; ils montrent les ressemblances qu'elle présente avec celle des Anoures et combien elle diffère de celle des Urodèles qui en sont fort éloignés et s'en distinguent par la dégénérescence presque complète des massifs osseux latéraux de la tête.

Depuis 1910 (*a-g*) je combats cette conception et lui oppose celle de l'origine primitive des Urodèles, origine remontant directement aux Poissons, comme on peut estimer qu'en dérivent aussi les Stégocéphales. Les Amphibiens auraient donc une origine polyphylétique ; et même, en raison de la disposition de leur appareil voméro-ptérygo-palatin larvaire, les Urodèles seraient plus près de la souche originelle que les Stégocéphales de la leur. Cette interprétation est fondée sur l'observation des trois éléments, osseux, cartilagineux et fibreux de l'arc denté interne, ainsi qu'en témoignent les faits épars dans la première partie de ce travail et qui ont été groupés au chapitre IX de la deuxième partie.

II. — La voûte palatine de *Salamandra maculosa* Laur.

Nous allons suivre les modifications de l'arcade dentée interne au cours de son développement et de sa métamorphose, sur des larves de plus en plus âgées.

N° 1 (fig. 1). Jeune larve de 2 cent. de long. — Elle montre à la base du crâne cartilagineux 4 plaquettes osseuses. Au centre, le parasphénoïde (*p*) de forme à peu près quadrilatère

comble déjà l'espace situé entre les régions ethmoïdale en avant, occipitale en arrière, et les deux trabécules latéralement; il est encore distant de l'extrémité antérieure de la chorde dorsale (*c*) incluse dans le cartilage cranien. Devant le plancher nasal on voit la partie dentale du prémaxillaire gauche (*pr*) qui porte des dents. En arrière de lui et sur les côtés du parasphé-

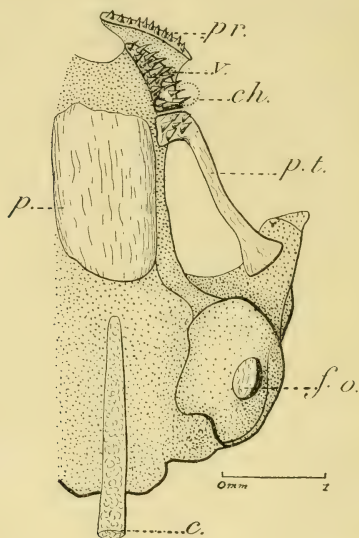


Fig. 1. — Face ventrale du crâne du n° 1 (Larve de *Salamandra maculosa* de 2 cm.). Côté gauche légèrement relevé. *c*, chorde dorsale; *ch*, choane; *fo*, fenêtre ovale; *p*, parasphénoïde; *pr*, prémaxillaire; *pt*, ptérygo-palatin; *v*, vomer.

noïde le vomer (*v*) et le ptérygo palatin (*pt*) sont présents; ils sont disposés l'un derrière l'autre sur une ligne oblique en arrière et en dehors. Le vomer est une petite plaque osseuse d'aspect triangulaire, à base postérieure, dont les côtés sont légèrement concaves en dedans; appliqué sur le plan nasal il porte 17 dents disposées sur deux et trois rangées. Le ptérygo-palatin (*pt*) est une languette allongée; son extrémité antérieure, coudée en dedans, porte 6 dents et repose sur le trabécule car-

tilagineux du crâne à côté du parasphénoïde (ρ), tandis que son extrémité postérieure légèrement élargie repose sur la partie du carré qui avoisine l'articulation de la mâchoire inférieure. La région moyenne de la languette ptérygoïdienne passe comme un pont au-dessous de la fosse orbito-temporale. Le maxillaire supérieur n'est pas encore développé. Sur la figure 1 les dents sont dirigées en haut et en dehors parce que le côté gauche est vu légèrement abaissé; en réalité leur pointe est orientée en haut et en dedans vers le centre de la cavité buccale, comme nous l'allons voir sur la larve suivante.

N° 2 (fig. 2). *Jeune larve de 25 mill. de long.* — Le développement est manifestement plus avancé que celui de la larve précédente; le parasphénoïde est plus étendu; les vomer et ptérygo-palatin sont plus allongés; cependant le maxillaire supérieur est toujours absent. La plaquette vomérienne a 13 dents; la région palatine en porte 6 qui sont un peu plus longues que les dents vomériennes; l'étalement de l'aile ptérygoïdienne sur le carré est plus considérable que chez la larve n° 1. La figure 2 montre l'ensemble du crâne vu par la face ventrale; le crâne conservé dans l'alcool à 70° semble s'être un peu rétréci dans le sens transversal sous l'influence de la déshydratation, mais il indique bien l'orientation en bas et en dedans des dents de l'arcade interne; le cartilage latéro-nasal et l'extrémité antérieure du trabécule élargi (tr) sur lesquels sont appliquées les plaquettes dentées regardent dans le même sens; l'aile ptérygoïdienne ($\rho\rho$) n'est pas non plus sur un plan horizontal; car le carré (ca) sur lequel elle s'attache se dirige non seulement en dehors et en avant, mais aussi en bas, de sorte que la face dorsale du ptérygo-palatin, qui est du reste légèrement concave du côté des muscles masticateurs, regarde à la fois en dehors et en haut.

On aperçoit par transparence les processus nasaux des pré-maxillaires (pm) qui montent comme des manches de râtaux à la surface externe du crâne et l'on remarque sur la mâchoire inférieure la présence de deux os dentés, le dental (d), antéro-externe, dont les dents dirigées vers le haut s'opposent aux dents des prémaxillaires, et l'operculaire (o), appelé encore splénial, situé à la face interne du cartilage de Meckel (m) et dont les dents

placées en regard de celles de l'arcade palatine interne, bien que distantes de celles-ci, ont leurs pointes tournées à la fois en dedans et en haut.

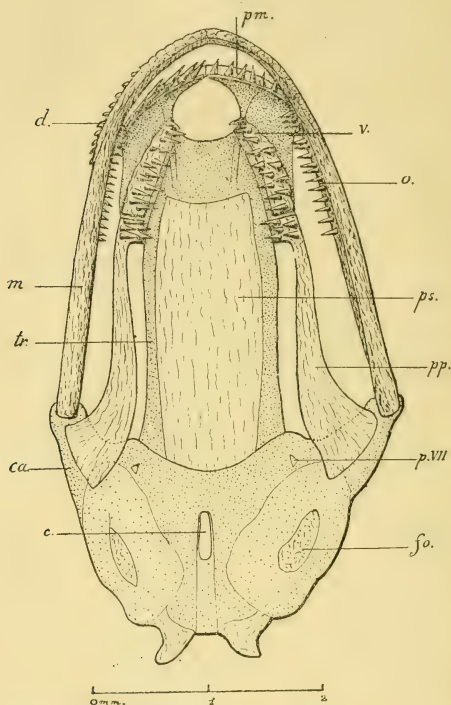


Fig. 2. -- Crâne du n° 2 (Larve de *S. m.* de 25 millimètres) vu par la face ventrale: *c*, chorde dorsale; *c*, carré; *d*, dental; *fo*, fenêtre ovale; *m*, cartilage de Meckel; *o*, splénial; *pm*, prémaxillaire; *pp*, ptérygo-palatin; *ps*, parasphénoïde; *p. VII*, orifice du nerf palatin de la VII^e paire; *tr*, trabécule; *v*, vomer.

N° 3 (fig. 3 et 4). Larve de 56 millimètres, arrivée au terme de la vie larvaire. — Elle présente certains caractères qui indiquent une métamorphose prochaine; les nombreuses lamelles branchiales se sont un peu épaissies et raccourcies; on cons-

tate en outre le long du dos et surtout au devant et au dessus du premier segment des membres, l'apparition de taches blanc-jaunâtres. Cependant les limbes de la queue, bien étalés, ne présentent aucun signe de régression et l'on ne peut dire que la larve est en période de transformation. La tête a une longueur de 8 mm. 5; sa largeur au niveau des articulations de la mâchoire inférieure est de 8 millimètres; le tronc mesuré depuis la tête jusqu'à une ligne transversale passant sur la face ventrale, au devant du cloaque, derrière la racine des membres postérieurs, est long de 22 millimètres; la queue est longue de 26 millimètres. La figure 3 montre la voûte buccale intacte, tournée vers le haut, après qu'on a sectionné latéralement, des deux côtés, la mâchoire inférieure, (*m*) et enlevé le plancher de la bouche. On voit en avant les deux arcades dentées, antérieure ou externe (*am*), postérieure ou interne (*v*, *pl*), enfouies dans la muqueuse, de laquelle émergent seulement les pointes des dents; toutes deux sont concaves en arrière, mais la courbe de l'antérieure est de plus grand rayon que celle de la postérieure. L'arcade antérieure, maxillaire, est entourée d'un bourrelet muqueux saillant; celui-ci est souligné en arrière et sur les côtés par une rainure profonde, mais seulement séparé du rebord cutané, dans sa moitié antérieure proéminente, par un sillon peu accusé. La rainure postérieure maxillo-vomérienne présente, sur la ligne médiane, une fosse centrale qui marque sous la muqueuse la place de la glande internasale; sur les côtés, elle conduit à l'ouverture postérieure des fosses nasales ou choane (*ch*). La lèvre supérieure, adossée en avant au bourrelet muqueux qui entoure le prémaxillaire et tombant à peine au-dessous de lui, s'en sépare largement sur les côtés, dans la région du maxillaire proprement dit, en formant un récessus latéro-buccal.

Les angles de la bouche ne mènent pas directement dans la cavité buccale; au point de réunion des lèvres et en dedans d'elles existe, en effet, une large valvule triangulaire (*vl*), à pointe antérieure libre, à base postérieure réunissant les coins de la bouche, qui lors du rapprochement des mâchoires, s'étale sur les côtés de la voûte palatine et du maxillaire en se logeant dans le recessus labio-maxillaire, mais qui se dresse verticalement, comme un rideau, quand la gueule s'ouvre; elle limite

ainsi latéralement l'étendue de l'orifice buccal et le réduit à la largeur de la partie dentée des arcs osseux. Les valvules latérales transforment la fente buccale très large en un goulot étroit qui facilite la saisie des proies par aspiration. La prise habituelle des aliments, par ce mécanisme d'aspiration, est commun à la plupart des larves d'Urodèles; nous retrouverons plus loin chez l'Axolotl des valvules semblables.

La tête est large de 8 millimètres au niveau des articulations quadrato-maxillaires; mais les dimensions transversales de l'arc denté maxillaire ne sont que de 3 millimètres. La longueur de la tête mesurée du museau jusqu'à l'extrémité postérieure des condyles ex-occipitaux est de 8 mm. 2; la tête

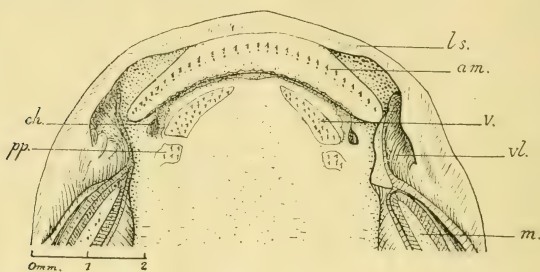


Fig. 3. — Voûte palatine du n° 3 (Larve de *S. m.* de 56 millimètres) après section de la mâchoire inférieure, *mi*; *am*, arcade dentée maxillaire; *ch*, choane; *ls*, lèvre supérieure; *m*, cartilage de Meckel; *pp*, ptérygo-palatin; *v*, vomer; *vl*, valvule latérale.

des larves de Salamandridæ est presque aussi large que longue. Derrière la rangée des dents fonctionnelles externes de l'arc maxillaire se trouvent une à deux rangées de dents plus basses de remplacement.

A la voûte buccale d'une larve intacte on ne voit du vomer (*v*) et du ptérygo-palatin (*pp*) que les dents qui percent la muqueuse de leur pointe d'émail colorée en brun. Le contour des plaquettes dentées a été cependant indiqué schématiquement sur la figure 3. pour montrer la topographie d'ensemble des os. On observe que l'espace intermaxillo-vomérien, est beaucoup plus large en arrière, où il contient la choane qu'en avant. Les bases postérieures des vomers et les bords posté-

rieurs des choanes sont à peu près sur la même ligne transversale.

Par la dissection on prend complète connaissance de l'arc denté interne (fig. 4). On enlève d'un bloc le vomer et le ptérygo-palatin avec les plans sus et sous-jacents; on débarrasse ensuite les os de la muqueuse qui les recouvre, puis on étudie

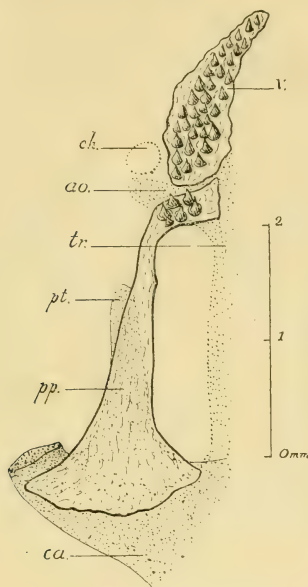


Fig. 4. — Appareil voméro-ptérygo-palatin droit du n° 3, vu par la face ventrale. *ao*, cartilage antéorbital; *ca*, carré; *ch*, choane; *pp*, ptérygo-palatin; *pt*, ptérygoïde cartilagineux; *tr*, trabécule; *v*, vomer.

leur constitution et les rapports qu'ils présentent avec les parties cartilagineuses du crâne. Comme dans les jeunes stades larvaires, le vomer (*v*) est un os mince, plat, allongé, triangulaire, dont le grand axe, dirigé en avant et en dedans, est légèrement concave du côté de la ligne médiane; long d'un millimètre et demi environ, il porte à sa face ventrale un grand nombre de dents (35); celles-ci sont disposées en son centre

sur 2, 3 et 4 rangées et laissent libres les bords interne et externe. La face supérieure du vomer adhère fortement à u cartilage nasal et son bord postérieur est uni par des ligaments à la partie antérieure dentée du ptérygo-palatin (*pp*).

Celui-ci a, dans son ensemble, l'aspect d'une hachette dont la lame dirigée en avant et en dedans porte 5 à 6 dents, tandis que le manche, élargi en arrière, est dépourvu de dents. Il mesure 3 millimètres environ de longueur. Au niveau du raccord entre la lame et le manche existe une portion rétrécie, ou col, qui est la partie la plus fragile de l'os, celle qui se rompt la première quand on pèse fortement sur sa région moyenne; mais elle ne présente sur la larve normale aucune solution de continuité. Les deux extrémités sont appuyées sur des plans cartilagineux profonds; l'antérieure, dentée, repose sur la partie antérieure du trabécule et sur la languette antéorbitaire (*ao*) qui se porte en dehors et en avant, derrière la choane; elle adhère à ces plans cartilagineux et se trouve d'autre part reliée par des liens fibreux à la fois au vomer en avant et au bord latéral externe du parasphénoïde en dedans. L'aile postérieure ptérygoïdienne s'appuie sur la face ventrale du carré (*ca*) et lui est adhérente dans presque toute sa largeur. Au-dessus d'elle, une languette cartilagineuse digitiforme, émanée du carré, la double; mais elle n'a pas tout à fait la même direction; elle se dirige en effet d'abord en avant puis légèrement en dehors tandis que l'os ptérygo-palatin a son grand axe orienté en avant et en dedans; cette languette est le ptérygoïde cartilagineux (*pt*) la pointe finit au niveau du tiers antérieur du ptérygo-palatin.

N° 4 (fig. 5 et 6). *Larve de 57 millimètres au début de la métamorphose*.—Les trois branchies sont déjà très réduites; elles offrent l'aspect de palettes épaisses, digitées à leur extrémité et sur leur pourtour; mais les digitations ne dépassent pas en longueur la largeur de la palette qui les porte. Les taches jaunes sont très apparentes sur tout le corps. Les limbes de la queue sont fanés et leur hauteur réduite de plus de moitié. La tête est large de 8 millimètres, longue de 8 mm. 5; la tête et le tronc mesurent 30 millimètres, la queue 27 millimètres.

Sur la voûte buccale (fig. 5), on reconnaît les éléments déjà

décrits chez la larve précédente; cependant les valvules des coins de la bouche (*vl*) ne s'avancent plus aussi loin au devant des choanes et leur pointe antérieure ne va que jusqu'à la pointe des maxillaires. Le contour antérieur du museau est plus arrondi et devient plus proéminent; la fosse internasale (*fi*) qui se trouve à la partie médiane du sillon intermaxillo-vomérien est plus ouverte et plus large que chez le n° 3. Les dents vomériennes sont nombreuses; on en compte 23; elles sont parfois distribuées sur 4 et 5 rangs transversaux. Derrière la ligne qui réunit les parties postérieures des choanes on aperçoit un groupe de trois petites dents, et plus loin de chaque côté deux dents plus

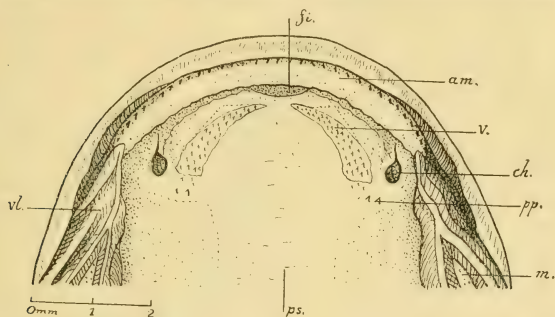


Fig. 5. — Voûte palatine du n° 4 (Larve de *S. m.* de 57 millimètres) au début de la métamorphose; *am*, arc denté maxillaire; *ch*, choane; *m*, cartilage de Meckel; *fi*, fosse internasale; *pp*, dents ptérygo-palatines; *ps*, région du parasphénoïde; *v*, vomer; *vl*, valvule latérale.

fortes et plus saillantes. Les contours des plaquettes osseuses vomériennes (*v*) sous-jacentes à la muqueuse ont été schématiquement indiqués sur la figure 5, mais non ceux du ptérygo-palatin (*pp*). La figure 6 montre l'ensemble de l'appareil voméro-ptérygo-palatin du côté gauche, débarrassé de la muqueuse; il mesure 3 mm. 3 de longueur totale. Le vomer (*v*) a une longueur de 1 mm. 3. En avant et en dehors de la région dentée triangulaire, couverte de dents, se trouve un feuillet osseux très mince dépourvu de socles dentaires. La plaquette dentée a un bord interne plus concave et son extrémité antérieure est plus rapprochée de la ligne médiane qu'avant le début de la métamorphose.

O. HERTWIG, le premier qui ait constaté la disposition du vomer à ce stade (1874, p. 113, Pl. I, fig. 3 et 4) en a conclu avec raison que la lamelle antéro-externe résulte d'un processus de résorption dentaire. Au niveau de la région postéro-interne de l'os on aperçoit quatre petites dents isolées; en avant et plus

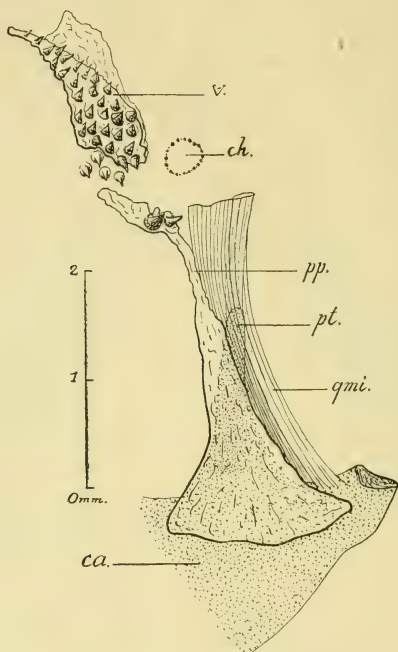


Fig. 6. — Appareil voméro-ptérygo-palatin gauche du n° 4 vu par la face ventrale ; *ca*, cartilage carré ; *ch*, choane ; *pp*, ptérygo-palatin ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne ; *v*, vomer.

en dehors deux dents se trouvent sur le pourtour même de l'os comme si leurs socles venaient de se souder à la plaquette osseuse. Deux opinions peuvent être émises sur la signification des dents isolées ; on peut les considérer comme des dents en régression ou comme des dents de nouvelle formation. Je pense

que la dernière interprétation est juste ; elle est dans le sens des idées d'O. HERTWIG, qui n'a pas suivi plus loin la métamorphose de *Salamandra*, mais qui a fait remarquer expressément le développement actif des dents en arrière du vomer pendant qu'elles se résorbent en avant.

Les dents isolées sont situées derrière la ligne transversale des choanes, en un endroit par conséquent où le vomer ne parvient pas au temps larvaire ; de plus elles sont placées du côté interne de la base du vomer, et c'est en effet vers la ligne médiane, comme nous le verrons plus tard, que le vomer va se développer. D'autre part, malgré que ces dents isolées soient situées dans le territoire occupé précédemment par la plaque dentée ptérygo-palatine, il ne semble pas légitime de les prendre pour des dents palatines séparées de leur support osseux ; on trouve en effet plus loin deux dents palatines encore attachées à leur support ; elles sont beaucoup plus longues et plus puissantes que les dents accolées au bord postérieur du vomer.

Le ptérygo-palatin (*pp*) est long de 3 mm. 4 environ ; comme le vomer, il présente des phénomènes de remaniement. La palette palatine antérieure est en évidente régression ; du côté droit comme du côté gauche elle n'est plus qu'une bande osseuse mince et étroite, portant deux longues dents à sa partie externe et postérieure ; ces dents tiennent peu à leur support et peuvent en être facilement séparées. Il est probable que les autres dents palatines sont tombées avant la régression de leur piédestal osseux par l'effet d'une simple poussée mécanique. La tige du col est extrêmement mince, étroite, onduleuse et flexible, et l'on remarque que l'aile ptérygoïdienne a subi un amincissement considérable ; elle présente une souplesse élastique qui lui permet après une courbure de reprendre sa position normale. Il semble qu'à la plaquette osseuse dure et cassante de la larve se soit substituée une lamelle fibreuse partiellement calcifiée, flexible, mais résistante.

Au-dessus du ptérygoïde osseux se trouve le ptérygoïde cartilagineux ; il a l'aspect d'une tige digitiforme dont l'extrémité antérieure dirigée en dehors croise la tige osseuse ptérygo-palatine dirigée en dedans ; il présente la particularité, exceptionnelle chez *Salamandra*, de n'être pas rattaché au carré par une base cartilagineuse ; le prolongement s'amincit dans le sens dorso-

ventral en se rapprochant du cartilage carré et disparaît avant d'y parvenir. Cet isolement du ptérygoïde est fréquent chez *Triton cristatus* (STÖHR, 1879). Je l'ai rencontré sur d'autres larves de *Salamandra*, en dehors de la période de transformation, et parfois d'un côté seulement de la tête ; on ne peut donc considérer l'isolement du ptérygoïde cartilagineux comme le résultat d'un processus de régression métabolique. Nous verrons plus loin qu'il présente au contraire une croissance très vive pendant la métamorphose.

La figure 6 signale encore de façon schématique la présence, en dehors des ptérygoïdes, d'un ligament et d'une aponévrose ; ces faisceaux fibreux forment la paroi interne de la loge temporale qui contient les muscles masticateurs. Le ptérygoïde cartilagineux est manifestement inclus dans un dédoublement de la paroi aponévrotique de la loge et l'on constate aussi que le bord inférieur et externe du ptérygoïde osseux reçoit l'attache d'un grand nombre de faisceaux fibreux. Le bord inférieur de la loge forme une corde très puissante, ligament quadrato-maxillaire interne (*qmi*), qui réunit, en passant en dedans des muscles masticateurs, l'extrémité articulaire du carré à la pointe du maxillaire supérieur. Un autre ligament quadrato-maxillaire passe en dehors de ceux-ci et circonscrit la loge masticatrice du côté jugal. Nous étudierons spécialement sur l'Amblystome la disposition de ces ligaments qu'il est important de connaître si l'on veut comparer avec profit la tête des Urodèles à celle des autres Vertébrés.

N° 5 (fig. 7 et 8). *Larve de 65 millimètres, au début de la métamorphose.* — Les phénomènes extérieurs de la métamorphose sont un peu moins accentués que chez le n° 4, et pourtant la dissection de la voûte palatine démontre que le remaniement des os est poussé plus loin que chez la larve précédente. Il n'y a donc pas de succession chronologique rigoureuse dans les événements et leur suite dépend vraisemblablement de l'état de fonctionnement des divers appareils au moment où les hormones qui déterminent la transformation sont mises en circulation. J'ai précédemment montré (1907) comment l'inutilisation anticipée et l'atrophie, provoquée par le défaut d'usage, des organes transitoires de la larve, avant la métamorphose, avaient

pour conséquence une accélération de leur régression et bouleversaient l'ordre habituel des changements présentés par l'animal. Il n'y a donc pas lieu de s'étonner ici que, par rapport à la larve précédente, la métamorphose de la voûte palatine soit plus avancée, malgré que l'habitus extérieur soit moins modifié. Les lamelles branchiales raccourcies, mais encore minces et effilées, entourent de tous côtés la tige axiale des branchies et les limbes de la queue ont conservé la moitié de leur hauteur.

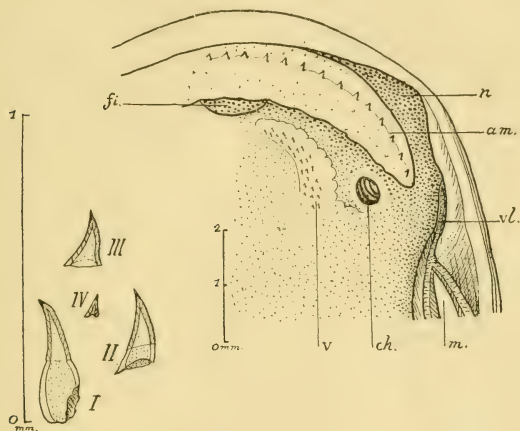


Fig. 7. — Voûte palatine du n° 5 (Larve de *S. m.* de 65 millimètres au début de la métamorphose); *am*, arc denté maxillaire; *ch*, choane; *fi*, fosse internasale; *m*, cartilage de Meckel sectionné; *r*, recessus labio-maxillaire; *v*, bourrelet vomerien; *vl*, valvule latérale; I-IV, dents d'âge décroissant.

Des 65 millimètres de longueur totale, 36 appartiennent à la tête et au tronc, 29 à la queue. La tête est large de 9 mm. 3, longue de 10 millimètres. La voûte palatine présente certains caractères nouveaux. La région faciale du crâne s'allonge; l'ouverture des choanes se porte en arrière; la fosse muqueuse internasale s'élargit; les valvules qui réunissent les coins de la bouche diminuent de longueur et sont presque réduites à leur région basale. Les bourrelets muqueux qui encadrent la partie dentée des arcs osseux, externe et interne, sont tuméfiés et deviennent

plus saillants qu'auparavant. Les dents de remplacement de l'arcade maxillaire sont disposées sur 1 et 2 rangées, mais ne deviennent visibles derrière les dents fonctionnelles que grâce à une pression opérée de bas en haut sur la muqueuse gonflée.

On arrache des fragments du bourrelet muqueux situé en arrière des dents implantées sur le processus dental des maxillaires et on examine un groupe de dents de différents âges (fig. 7). La dent I est complète ; longue de 0 mm. 4, elle comprend une pointe d'émail, un cône creux de dentine, reposant sur un socle globuleux de ciment ; celui-ci était déjà fixé par un côté au processus dental du prémaxillaire, dont il a été arraché pendant l'ablation de la muqueuse. La dent II n'a formé que la moitié du socle dentaire ; la dent III ne possède aucun socle et la dent IV est réduite à une pointe de dentine revêtue d'émail. Je renvoie au travail d'O. HERTWIG (1874) pour plus amples renseignements.

La place du vomer (*v*) est nettement marquée à la voûte buccale par une saillie blanchâtre de la muqueuse qui le recouvre et sur laquelle tranchent, comme des points foncés, les pointes brunes des dents ; celles-ci dépassent la ligne transverse qui joint les bords postérieurs des choanes (*ch*), mais la saillie muqueuse se prolonge encore un peu en arrière et en dedans de la région dentée donnant à l'ensemble du bourrelet muqueux vomérien l'aspect d'un croissant à concavité dirigée vers la ligne médiane.

La dissection très attentive des arcs dentés internes donne les résultats suivants (fig. 8) : les vomers (*v*) sont de petites lamelles osseuses allongées et fragiles présentant deux plages d'aspect différent, l'une interne, garnie de dents, l'autre externe, dépourvue de dents, plus large en avant qu'en arrière, mais prolongée presque jusqu'à l'extrémité postérieure. Le long du bord interne on trouve dans la muqueuse des dents isolées de tout âge, fait qui prouve une activité très vive du développement osseux par néoformation dentaire ; l'absence de dents le long du bord externe et sur la plage voisine est au contraire l'indice d'une régression et d'une chute des dents de ce côté (O. HERTWIG, 1874). Les tablettes vomériennes isolées ont une longueur de 1 mm. 75. La plupart des dents qui sont implantées sur elles sont mal fixées et tombent au moindre choc.

Les ptérygo-palatins (*pp*) sont divisés en plusieurs fragments, 3 à droite, 2 à gauche; ces fragments distants les uns des autres, inclus dans un tissu fibreux ne résultent pas du bris accidentel de la pièce osseuse, mais d'une décalcification complète en certains endroits. Le fragment antérieur est très étroit;

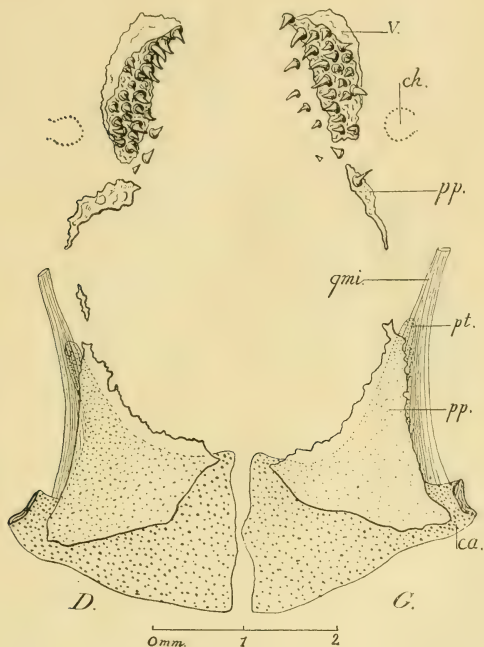


Fig. 8. — Appareils voméro-ptérygo-palatins du n° 5 vus par la face ventrale et dont les ailes ptérygoïdiennes ont été rapprochées; *ca*, cartilage, carré; *ch*, choane; *pp*, ptérygo-palatin; *pt*, ptérygoïde cartilagineux; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne; *v*, vomer.

il est dépourvu de dent à droite; il porte une seule dent à gauche; il se prolonge en arrière par une épine osseuse. Du col même de l'os il ne reste rien à gauche et seulement un petit fragment à droite. O. HERTWIG a décrit (p. 115) et figuré (fig. 4, Taf. 1) chez une larve de 66 millimètres un stade un peu plus

précoce où les plaquettes antérieures pourvues de nombreuses dents sont déjà séparées des ptérygoïdes.

Les ailes ptérygoïdiennes (*pp*), extrêmement minces et fragiles, sont crénelées sur leurs bords latéraux; elles ont 2 mm. 25 de longueur; elles figurent un triangle dont la pointe antérieure est tournée plus en dehors que n'était précédemment la région correspondante de l'aile ptérygoïdienne. Au-dessus de celle-ci, le ptérygoïde cartilagineux (*pt*) est intact; son extrémité antérieure, orientée vers la pointe du maxillaire supérieur, dépasse toujours *en dehors* le sommet du ptérygoïde osseux.

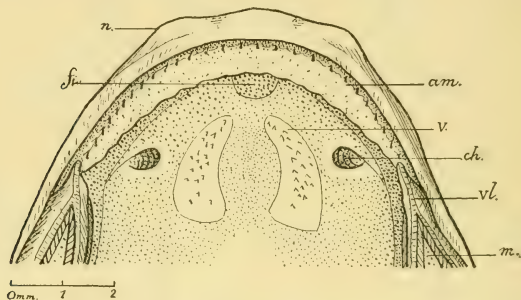


Fig. 9. — Voûte palatine du n° 6 (Larve de *S. m.* de 59 millimètres, en pleine métamorphose externe). *am*, arc denté maxillaire; *fi*, fosse internasale; *m*, cartilage de Meckel coupé; *n*, place des narines; *v*, bourrelet vomérien; *vl*, valvule latérale.

N° 6 (Fig. 9 et 10). *Larve de 59 mm. 5 en pleine métamorphose externe.* — Le tronc et la tête mesurent 32 mm. 5, la queue 27 millimètres de long, la tête est large de 9 millimètres. Les branchies sont réduites à l'état de moignons charnus munis de digitations courtes et épaisses; le limbe inférieur n'est qu'un liseré; le limbe dorsal a perdu les deux tiers de sa hauteur. Le museau allongé (fig. 9) est tronconique, la fosse internasale est plus large encore que chez le n° 5; les recessus labio-maxillaires, très visibles encore sur la larve précédente (*r*, fig. 7), ont disparu; les valvules des coins de la bouche sont à la fin de leur régression. Les paupières sont apparentes et, de chaque côté du museau, se dessinent les saillies (*n*) sur lesquelles s'ouvriront les narines.

Les maxillaires grandissent et s'étendent derrière les choanes, qui ont elles-mêmes reculé. Un large espace sépare maintenant les saillies muqueuses vomériennes gauche et droite (*v*) du bourrelet maxillaire. Les saillies vomériennes ont l'aspect de deux triangles à bords latéraux curvilignes, à sommet anté-

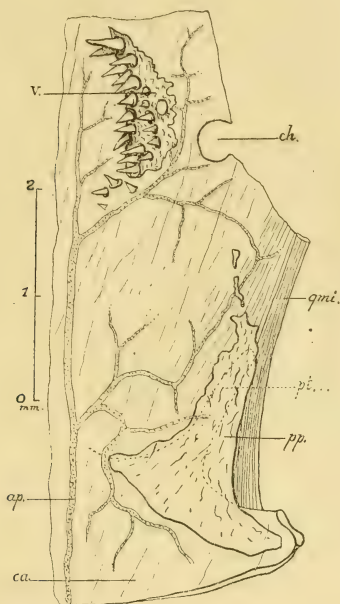


Fig. 10. — Appareil voméro-ptérygo-palatin du n° 6, disséqué en place sur l'aponévrose sus-jacente ethmo-orbito-temporale, et vu par la face ventrale. *ap*, artère palatine; *ca*, cartilage carré; *ch*, choane; *pp*, ptérygo-palatin; *pt*, ptérygoïde cartilagineux vu par transparence; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne; *v*, vomer.

rieur et à base postérieure. Cependant malgré que leur élargissement postérieur semble indiquer un travail actif de remaniement on ne constate pas la présence de dents dans la partie la plus reculée et la plus large des bourrelets muqueux.

L'appareil ptérygo-vomérien gauche, enlevé d'un seul bloc

par une section profonde des cartilages sus-jacents, débarrassé soigneusement de la muqueuse et, pour le ptérygoïde, des faisceaux fibreux qui le recouvrent, mesure en tout 5 mm. 2; il se compose, ainsi que le montre la figure 10, de deux lamelles osseuses principales, le vomer (*v*) et le ptérygoïde (*pp*), séparées par un large espace et orientées dans des sens différents. En effet le cartilage carré portant en arrière son extrémité distale, entraîne en dehors la pointe antérieure du ptérygoïde. Les lames osseuses adhèrent profondément à une aponévrose sus-jacente, qui couvre à la fois le territoire ethmo-nasal et la région orbitaire. L'artère palatine, issue de la carotide externe, court le long du parasphénoïde à la surface de cette aponévrose; elle donne diverses branches latérales externes qui se rendent aux territoires osseux en transformation. L'aile ptérygoïdienne réduite à l'état de feuille mince et flexible ne diffère guère de celle de la larve précédente; elle a 2 millimètres de long. En avant de son sommet, deux bâtonnets à peine calcifiés sont tout ce qui reste de la tige osseuse étroite qui formait chez la larve le col du ptérygo-palatin. Plus en avant, on ne voit plus trace de la palette dentée antérieure. Au-dessus du ptérygoïde osseux la lamelle cartilagineuse ptérygoïdienne naît de la moitié interne du carré et sa pointe antérieure ne dépasse pas le bord externe de l'os en avant.

Le vomer n'a que 1 mm. 5 de longueur, à gauche; à droite, il est un peu plus long (1 mm. 7). Les deux vomers ont le même aspect et présentent 2 plages distinctes, l'une interne dentée, l'autre externe sans dent; cette dernière est à la fois creusée de trous et déchiquetée sur le bord. L'ensemble de l'os dessine vaguement un triangle à sommet antérieur dont les bords latéraux font une courbe concave en dedans. On trouve dans la muqueuse à sa partie postérieure et interne quelques dents isolées; certaines de ces dents, très petites et de développement récent, démontrent par leur présence que l'accroissement de l'os se poursuit vers l'arrière et du côté de la ligne médiane. Ces dents postérieures (fig. 10) sont d'autant plus petites, et par conséquent plus jeunes, qu'elles se trouvent placées, dans le bourrelet muqueux, plus loin de la plaquette osseuse.

N° 7 (fig. 11, 12, 13). *Larve de 64 mm. 5, au dernier tiers de la métamorphose externe.* — Dimensions : tronc et tête 33 millimètres de long ; queue 28 mm. 5 ; tête large de 8 millimètres, longueur de 8 mm. 5. Les branchies ne sont plus constituées que par 3 courtes palettes à peine incisées sur leur pourtour ; la 2^e branchie un peu plus longue que les deux autres a 2 millimètres de longueur ; elle est triangulaire ; sa base placée en avant, large de 1 mm. 4, montre 4 digitations longues de 0 mm. 3 environ. Les limbes de la queue sont fort réduits ; l'inférieur n'est plus qu'un

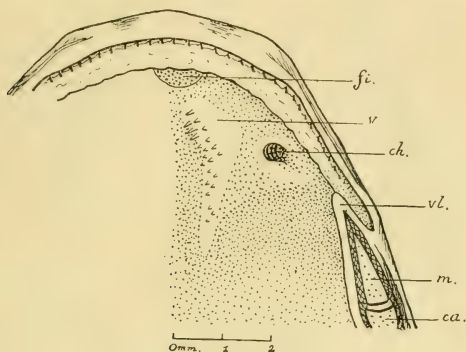


Fig. 11. — Voûte palatine du n° 7 (Larve de *S. m.* de 64 mm. 5 au dernier tiers de la métamorphose externe). *ca.*, cartilage carré ; *ch.*, choane ; *fi.*, fosse internasale ; *m.*, cartilage de Meckel sectionné ; *v.*, bourrelet vomérien.

liseré, sauf vers la pointe où il s'étale un peu ; le limbe dorsal plus large, épaissi et fané, est enroulé sur lui-même ; déroulé, il mesure 0 mm. 75 de hauteur ; il s'étale au bout de la queue. Sur une coupe transversale, faite à 3 millimètres de la pointe, on compte 2 mm. 75 de hauteur totale, 0 mm. 75 pour le limbe dorsal, 1 mm. 6 pour la tige axiale, 0 mm. 4 pour le limbe ventral.

La figure 11 montre combien la valvule des coins de la bouche (*vl.*) est réduite et combien le bourrelet muqueux vomérien (*v.*) s'étend à la fois en arrière et vers la ligne médiane ; la concavité de sa courbure interne est moins accusée ; on trouve plus de sa moitié postérieure derrière la ligne transverse des choanes.

La figure 12 indique que le vomer, en tant que plaquette osseuse, est très réduit (1 mm. 4 de longueur environ à droite et à gauche) par rapport à l'étendue totale de la région dentaire ; en effet, on trouve maintenant derrière lui une zone de dents isolées presque aussi longue que son territoire propre et qui constitue un lieu de néoformation osseuse très caractérisé. Les dents les plus élevées, les plus complètement formées de cette zone sont sur le point de réunir leurs socles et de s'unir à la tablette vomérienne ; les dents les plus petites sont les plus postérieures et doivent être considérées comme nées les dernières. Le bourrelet muqueux ne cesse pas avec les dernières dents (fig. 11) ; il se prolonge plus loin, sur une ligne parallèle à l'axe médian et l'on aperçoit nettement, en enlevant la muqueuse boursouflée, une membrane fibreuse épaisse ayant l'aspect d'une languette étroite qui lui sert de soubassement ; cette membrane fibreuse, au même titre que le gonflement muqueux superficiel, signale la place où, comme nous aurons l'occasion de le constater chez des larves plus avancées, vont se développer des dents nouvelles.

Du côté interne de la plaquette vomérienne, se trouvent aussi quelques dents isolées dans la muqueuse, mais du côté externe, au-dessous de la tablette osseuse et en dehors d'elle, on ne constate la présence d'aucune dent. Les dents implantées sur l'os dans la région voisine du bord interne sont placées sur 2 rangs en avant et en arrière ; sur 3 rangs au centre ; les dents antérieures sont les plus longues et les plus fortes ; les dents postérieures sont les plus courtes.

Des bords du vomer partent en rayonnant dans toutes les directions d'épais faisceaux fibreux (*f*) qui au microscope se montrent la continuation directe des travées directrices de l'ossification conjonctive, et constituent par conséquent dans l'os des fibres de Sharpey. Il semble donc que la tablette vomérienne soit formée de deux parties : l'une superficielle née de la réunion des socles dentaires, l'autre profonde résultant d'une ossification de nature purement conjonctive. La lamelle profonde ne serait ainsi qu'une région calcifiée de la membrane fibreuse qui couvre tout le plancher cartilagineux ethmo-nasal, et qui, comme nous l'avons vu, se prolonge sous les dents de nouvelle formation jusqu'à l'extrémité postérieure du bourrelet muqueux ; cependant

il est hors de doute que cette ossification membraneuse, si elle existe, reste localisée autour de chaque dent.

Le ptérygoïde osseux (fig. 13), seul reste du ptérygo-palatin larvaire n'a que 1 mm. 60 de longueur ; il a l'aspect d'un triangle équilatéral dont les bords latéraux sont découpés ; le bord postérieur n'est qu'ondulé. Les découpures sont la trace d'un remaniement actif. Vu par la tranche, l'os est dans son ensemble légèrement concave en dehors et en haut, du côté

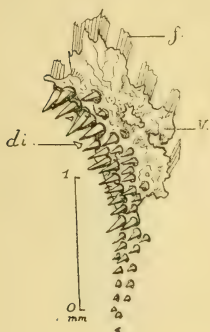


Fig. 12. — Vomer gauche et dents néoformées de sa région interne et postérieure, vus par la face ventrale chez le n° 7; *di*, dent néoformée interne; *f*, faisceaux fibreux issus de la plaquette osseuse; *v*, tablette vomérienne externe, dépourvue de dents.

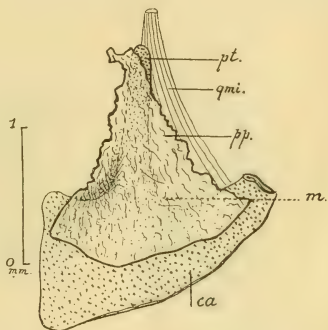


Fig. 13. — Appareil ptérygôdien gauche du n° 7, vu par la face ventrale. *ca*, cartilage carré; *m*, attache de quelques fibres musculaires ptérygoïdiennes; *pp*, ptérygoïde osseux; *pt*, ptérygoïde cartilagineux; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne.

de la loge des muscles masticateurs. Sa face supérieure montre une légère crête transversale, qui correspond au bord antérieur du cartilage carré et qui la divise en 2 fosses séparées. Le bord interne, juste devant le carré, s'épaissit et se recourbe vers le haut en côtoyant la base du ptérygoïde cartilagineux.

Le ptérygoïde cartilagineux (*pt*) s'insère sur le carré dans le quart distal de sa moitié interne ; il est situé entre le ptérygoïde osseux sur lequel il repose ventralement et contre lequel il est intimement appliqué et la paroi interne de la loge temporale

qui se dédouble et lui donne une gaine fibreuse. Il a l'aspect d'une baguette aplatie dans le sens dorso-ventral, extrêmement mince en son milieu, mais plus épaisse à son extrémité antérieure.

Le ligament quadrato-maxillaire interne (*qmi*) et les faisceaux fibreux intérieurs qui forment la paroi interne de la loge masticatrice adhèrent intimement au bord externe du ptérygoïde osseux. On remarque l'insertion de fibres musculaires ptérygoïdiennes sur la paroi de la loge masticatrice dans l'angle externe (*m*) que fait la base du ptérygoïde cartilagineux avec le carré.

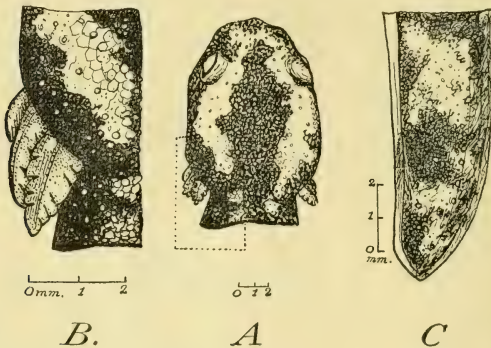


Fig. 14. — Aspect de la tête et de la queue du n° 8 (Larve de *S. m.*, aux trois quarts de sa métamorphose externe). A, face dorsale de la tête ; B, région branchiale gauche vue par dessus ; C, région latérale gauche de l'extrémité caudale.

N° 8 (fig. 14, 15, 16, 17). *Larve de 69 millimètres, arrivée aux trois quarts de la métamorphose externe.* — L'aspect de l'animal est, à part la présence de moignons branchiaux persistants, celui d'une Salamandre terrestre ; les grandes taches jaunes tranchent nettement sur le fond noir bleu de la peau (fig. 14) ; un piqueté très fin de points clairs parsème les régions foncées et les territoires jaunes présentent une série de petits cercles jaunes à bordure brun noirâtre, isolés, ou pressés les uns contre les autres. La tête et le tronc mesurent 38 millimètres, la queue 31 millimètres. La tête a 9 millimètres de large et de long : son

contour, vu par dessus, marque nettement (A), de chaque côté d'une proéminence faciale antérieure, deux petites tubérosités au sommet desquelles s'ouvrent les narines ; deux pans coupés s'en détachent en arrière, surplombés par le relief des yeux garnis de paupières ; les côtés de la tête sont ensuite parallèles à l'axe médian jusqu'à la région branchiale, qui se dirige obliquement en arrière et en dedans jusqu'à l'étranglement cervical. Sur le pan coupé branchial se détachent trois branchies (fig. 14, *b*) très atrophiées, incisées sur leurs bords, dont la plus longue, la postérieure a 2 millimètres. Les fentes bran-

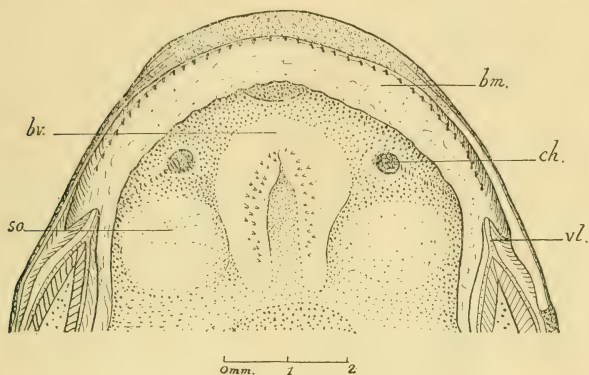


Fig. 15. — Voûte palatine du n° 8. *bm.*, bourrelet maxillaire ; *bv.*, bourrelet vomérien ; *ch.*, choane ; *so.*, saillie orbitaire ; *vl.*, valvule des coins de la bouche.

chiales sont fermées et l'orifice operculaire ventral est obturé de sorte qu'aucune communication n'existe plus entre le pharynx et l'extérieur par la région cervicale ; un pli cutané ventral très prononcé, saillant en arrière, fait à la tête un demi collier qui la limite en arrière.

Sur la queue (fig. 14, *C*) les limbes ont disparu ; il ne reste au-dessus et au-dessous de la tige charnue centrale, aplatie dans le sens latéral, que deux liserés cutanés. La hauteur totale de la queue dans le tiers postérieur est de 3 millimètres environ.

Si l'on ouvre la bouche (fig. 15) on voit que le bourrelet muqueux de la mâchoire supérieure se prolonge sans interrup-

tion jusqu'aux coins de l'ouverture et que les lèvres sont maintenant intimement appliquées contre l'arc denté maxillaire. La rangée des dents dépasse en arrière la ligne transverse des choanes. Ces modifications déjà visibles chez les n^{os} 6 et 7 sont ici plus apparentes. La valvule interlabiale (*vl*) a presque disparu.

Les deux bourrelets vomériens *se sont joints en avant* ; ils figurent un fer à cheval dont les branches, larges dans la moitié antérieure, finissent en pointe en arrière. Les dents dont on n'aperçoit que les pointes brunes bordent son versant interne.

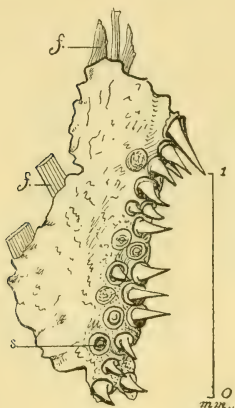


Fig. 16. — Vomer droit du n^o 8, vu par la face ventrale ; *f*, faisceaux fibreux qui s'échappent de sa lamelle externe ; *s*, trace laissée par la chute des dents.

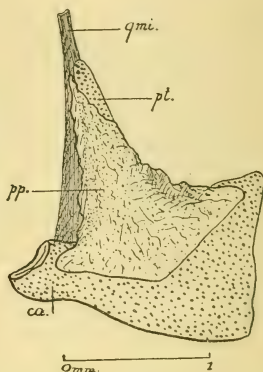


Fig. 17. — Ptérygoïde droit du n^o 8, vu par la face ventrale ; *ca*, cartilage carré ; *pp*, ptérygoïde osseux ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne.

Leur distribution s'est modifiée dans le sens antéro-postérieur ; les plus antérieures sont au niveau transversal des choanes, les autres se succèdent en arrière sur deux rangs jusque sur la ligne transverse qui réunit les coins de la bouche ; les pointes des bourrelets dépourvues de dents se prolongent même un peu plus loin de chaque côté de la ligne médiane.

La lamelle osseuse du vomer est d'un seul tenant (fig. 16) ; quadrilatère, allongée d'avant en arrière ; elle mesure 1 mm. 3 de longueur ; son bord latéral interne est presque rectiligne ; son

bord externe, irrégulier présente l'insertion d'un grand nombre de faisceaux fibreux très résistants. Les dents les plus hautes sont antérieures ; beaucoup de dents de la rangée externe ont été arrachées dans l'ablation pourtant ménagée de la muqueuse ; elles laissent sur la plaquette osseuse, la base de leurs socles (s) arrondie et légèrement surélevée ; en effet, la rupture de la dent s'effectue au milieu du socle. Alors que le cône d'ivoire et d'émail garde sa rigidité, et que la base de la dent reste encore encroûtée de calcaire, le haut et le milieu du socle de ciment se décalcifient rapidement, deviennent mous et flexible, formés seulement de tissu fibreux.

Comme chez le n° 7, on trouve dans la muqueuse en dedans et surtout en arrière du vomer des dents isolées dont les plus jeunes sont les plus éloignées de la tablette osseuse. Des faisceaux fibreux relient la partie externe de celle-ci à la membrane fibreuse périvomérienne.

Le ptérygoïde, seul reste du ptérygo-palatin, a l'aspect (fig. 17) d'un triangle à base postérieure, à sommet tourné vers le maxillaire supérieur ; il est long, comme le vomer, de 1 mm. 5. Aucune dent n'est visible au-devant de lui dans la muqueuse. Son bord interne tend, comme chez le n° 7, à entourer la base du ptérygoïde cartilagineux.

L'extrémité antérieure de celui-ci *pointe en dedans de l'os*, au lieu d'être placée, comme précédemment (fig. 8 et 13), en dehors de lui et ceci paraît être le signe d'un remaniement propre du ptérygoïde osseux (Voir p. 405).

N° 9 (fig. 18, 19, 20, 21). *Larve de 62 millimètres à la fin de la métamorphose externe.* — L'aspect général est presque semblable à celui de la larve précédente. Cependant la queue moins aplatie latéralement présente une forme plus cylindrique et les branchies (fig. 18) devenues de simples excroissances sont encore plus réduites ; les tiges branchiales antérieure et moyenne sont soudées et leur pourtour n'est pas échancré ; la 3^e branchie est une palette isolée à 4 digitations distales, mesurant en tout 1 mm. 5 de longueur. La fermeture des fentes branchiales et operculaire est accomplie depuis le stade précédent (n° 8). Les dimensions en longueur des principales régions du corps sont les suivantes : tête et tronc 35 millimètres,

queue 27. D'autres Salamandres arrivées à la fin de la métamorphose ont, soit 66 millimètres de longueur totale, dont 33 millimètres au devant du cloaque, soit 64 millimètres en tout, dont 33 précèdent le cloaque. On voit donc que les différences de longueur de ces Salamandres élevées ensemble dans les mêmes conditions ne portent que sur la longueur de la queue. Il est intéressant au point de vue biologique de noter que les jeunes Salamandres de ce stade meurent noyées quand elles ne peuvent trouver un appui qui leur permette de tenir la tête au-dessus de l'eau et de respirer l'air atmosphérique librement et sans effort. Les branchies, la peau sont donc, à ce stade, des lieux d'hématose insuffisants.

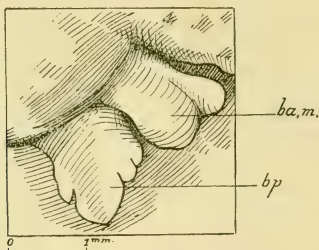


Fig. 18. — Aspect des branchies droites chez le n° 9 (Larve de *S. m.* de 62 millimètres, à la fin de la métamorphose externe) ; *bam*, branchies antérieure et moyenne soudées ; *bp*, branchie postérieure.

La figure 19 montre l'aspect de la voûte palatine avant toute dissection et, en pointillé, la place des ptérygoïdes osseux (*pp*) et des faisceaux quadrato-maxillaires externe et interne (*qmi*, *qme*), la limite du maxillaire supérieur (*ms*) et la disposition des languettes cartilagineuses antéorbitaires (*ao*). La tête mesure 8 mm. 5 de largeur, sur 9 millimètres de longueur. Les surfaces articulaires des carrés sont portées en arrière, mais se dirigent aussi vers le bas. La tête s'allonge par suite du développement antéro-postérieur des capsules nasales. A l'endroit où finissent les pointes du maxillaire supérieur le bourrelet muqueux maxillaire (*bm*) présente une échancrure interne très nette ; au-devant de celle-ci passe la baguette cartilagineuse antorbitale (*ao*) qui borde le bord postérieur de la choane et

se dirige transversalement vers le trabécule dont elle émane.

Le fer à cheval du bourrelet muqueux vomérien ouvert en arrière allonge encore ses branches. Les dents y sont toujours placées sur le pourtour interne ; elles se rejoignent en avant, comme il advenait déjà sur la larve précédente (fig. 15), et ne vont pas encore en arrière jusqu'au bout des branches du bourrelet. En avant, celui-ci mesure en largeur 2 millimètres environ ; sa longueur est de 3 millimètres.

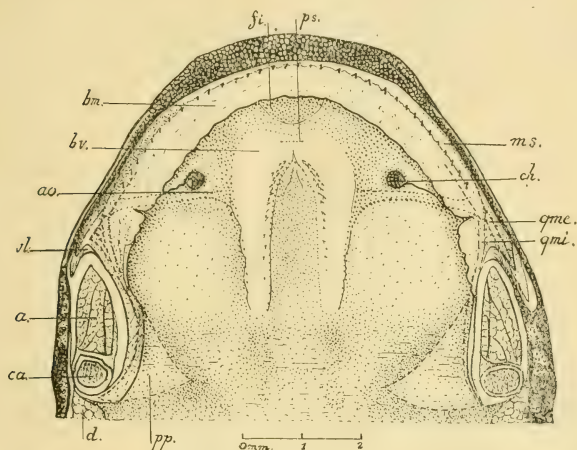


Fig 19. — Voûte palatine du n° 9; *a.*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure; *ao.*, cartilage antéorbital; *bm.*, bourrelet muqueux de l'arc maxillaire; *bv.*, bourrelet vomérien; *ca.*, surface articulaire du cartilage carré; *ch.*, choane; *d.*, muscle déprimeur de la mâchoire inférieure; *fi.*, fosse internasale; *pp.*, ptérygoïde osseux; *ps.*, limite antérieure du parasphénoïde; *qme.*, *qmi.*, ligaments quadrato-maxillaires externe et interne; *vl.*, reste de la valvule du coin de la bouche.

Disséqué, le vomer droit du n° 9 (fig. 20, A) est long de 1 mm. 5. Un autre vomer du côté droit (fig. 20, B) a été préparé sur une Salamandre de même âge, ayant une tête large de 8 mm. 25 et longue de 8 mm. 50; il est un peu moins long (1 mm. 4) mais son aspect général ne diffère que par les détails de celui du vomer de la larve n° 9. La bordure interne est seule dentée; elle l'est sur 2 rangs; la lamelle externe, convexe en dehors chez

A, avec un prolongement antérieur, est largement échancrée et trouée chez B. Les plaques osseuses sont situées dans la partie antérieure du bourrelet muqueux (*b*) dont les limites sont représentées par une ligne pointillée ; derrière elles on trouve dans la muqueuse des dents isolées comme chez les larves précédentes. On voit, chez A, deux dents réunies par leurs socles à une petite lamelle osseuse commune. Les dents isolées les plus lon-

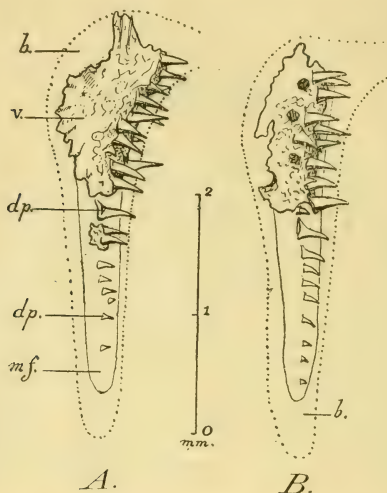


Fig. 20. — Vomers droits du n° 9 (A) et d'une larve de même stade (B) vus par la face ventrale ; *b*, bourrelet muqueux limité par un pointillé ; *dp*, série des dents nouvelles postérieures ; *mf*, membrane fibreuse épaissie, sous choriale ; *v*, plaquette externe du vomer.

gues et les plus complètes sont toutes près du vomer et derrière lui ; plus loin on ne rencontre que des dents sans socle. La plaque vomérienne semble s'être déplacée en dedans, mais si l'on tient compte qu'elle s'édifie sans cesse par sa partie interne et postérieure et régresse en même temps par sa partie antérieure et externe, on reconnaît que la migration n'est qu'apparente et qu'en réalité l'os actuel est un vomer nouveau et non pas le vomer de la larve qui s'est déplacé. Le vomer et les dents de nouvelle formation reposent sur une membrane fibreuse épaisse,

sous choriale(*mf*), située au centre du bourrelet muqueux et qui ne se prolonge pas en arrière aussi loin que l'extrémité de celui-ci.

Le ptérygoïde droit est vu par la face dorsale sur la figure 21 ; il est représenté non sur l'animal où la face dorsale regarde en dehors, mais tel qu'on l'observe quand l'os repose sur un plan horizontal. Il est plus large (1 mm. 70) que long (1 mm. 50) ; le recourbement de son bord interne autour du bord interne du ptérygoïde cartilagineux est très net ; on remarque aussi l'état crénelé du bord externe à peine concave en dehors.

Les régions de la muqueuse placées sous les ptérygoïdes osseux ne sont pas boursouflées comme celles qui recouvrent

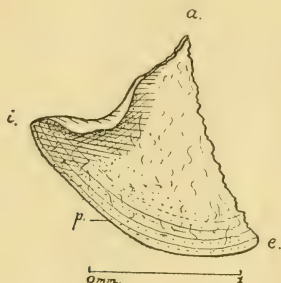


Fig. 21. — Ptérygoïde droit du n° 9, vu par la face dorsale ; angles *a*, antérieur, *e*, externe, *i*, interne, *p*, bord postérieur.

la région de formation des vomers ; encore faut-il considérer que la saillie muqueuse vomérienne répond seulement à la partie du vomer qui est en période actuelle de remaniement et qu'elle ne comprend pas la région du bouclier osseux qui couvrira plus tard en avant le plancher nasal ; cependant, dès maintenant, la lame membraneuse qui s'ossifiera dans la suite existe et se prolonge jusqu'aux apophyses palatines des pré-maxillaire et maxillaire.

Le ptérygoïde cartilagineux s'avance rapidement à la fin de la métamorphose vers la pointe du maxillaire ; il ne l'atteint pas encore chez le n° 9 ; il la dépasse beaucoup chez la Salamandre parfaite, comme nous le verrons chez le n° 10. Sa pro-

lification est donc tardive dans la métamorphose comme fut tardive sa naissance dans l'ontogenèse.

Le cartilage carré présente, au contraire, dès le début de la transformation, une conversion en arrière de son extrémité articulaire externe autour de ses attaches craniennes qui se ramollissent tout en demeurant fixes. Son axe est maintenant dirigé en arrière et en dehors, et l'on peut considérer qu'il a acquis chez le n° 9 son orientation définitive.

La limite antérieure du parasphénoïde sur la ligne médiane a été marquée sur la figure 19 (*ps*); elle se trouve à l'union du tiers postérieur avec les deux tiers antérieurs de l'espace situé entre le pourtour arrière des choanes et les dents antérieures des prémaxillaires.

N° 10 (fig. 22-23). *Jeune Salamandre à l'état parfait, longue de 70 mm.* — La tête mesure 10 millimètres de longueur; elle a 10 millimètres de largeur au niveau des articulations de la mâchoire inférieure; le tronc et la queue, qui ont la même longueur, mesurent chacun 30 millimètres. Les branchies sont complètement résorbées; les limbes de la queue ont disparu. La robe est celle de l'animal terrestre.

Si, après avoir ouvert la bouche, on fend horizontalement les joues, par une section commençant aux coins de la fente buccale, finissant en arrière des articulations du maxillaire inférieur et, qu'après avoir ainsi largement découvert la voûte palatine, on la dépouille de sa muqueuse, on aperçoit les vomers, les ptérygoïdes ainsi que les ligaments, les aponévroses, les muscles avec lesquels ces os sont en relation. L'aspect de la préparation est celui de la figure 22.

La forme générale du vomer (*v*) est bien connue (Hertwig 1874, Pl. I, fig. 35; Wiedersheim 1877, Pl. XXIII, fig. 73); il est composé de deux régions, l'une antérieure large, étalée comme un bouclier concave vers l'intérieur de la bouche, entre l'arc denté maxillaire et le parasphénoïde, l'autre allongée en une apophyse postérieure et interne qui porte les dents. La table osseuse finit en arrière juste au-dessous du cartilage anté-orbitaire. Son bord postérieur, échancré en demi-cercle dans sa partie moyenne, encadre le pourtour antérieur de la choane et s'effile en dehors le long du processus palatin du maxillaire; il aboutit en

dedans à l'apophyse dentée. Son bord interne comprend deux parties obliques séparées par un angle saillant en dedans (*ai*), qui touche l'angle correspondant du vomer opposé; en avant de cet angle, le bord interne oblique, en dehors, circonscrit le *cavum*

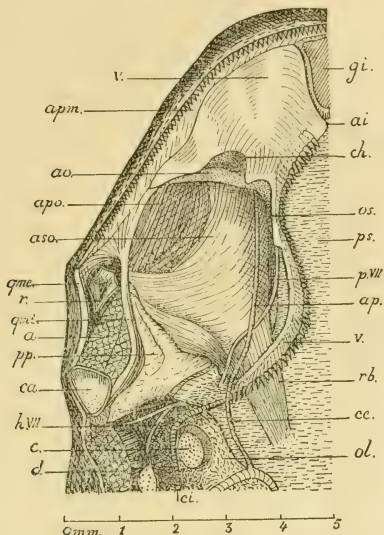


Fig. 22. — Voûte palatine (côté droit) du n° 10 (jeune *Salamandra maculosa* de 70 millimètres à l'état parfait), après ablation de la muqueuse; *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure; *ai*, angle interne du vomer; *ao*, cartilage antéorbitaire; *apm*, apophyse palatine du maxillaire; *apo*, anneau fibreux périorbitaire; *aso*, aponévrose sous-orbitaire; *c*, columelle; *ca*, cartilage carré (surface articulaire); *ce*, carotide externe; *ch*, choane; *ci*, carotide interne; *d*, muscle déprimeur de la mâchoire inférieure; *gi*, glande intermaxillaire; *h VII*, nerf hyo-mandibulaire de la VII^e paire; *ol*, occipital latéral; *os*, orbitosphénoïde; *pp*, ptérygoïde osseux; *ps*, parasphénoïde; *p VII*, nerf palatin de la VII^e paire; *qme*, ligament quadrato-maxillaire externe; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne; *r*, récessus cutané temporal; *rb*, muscle rétracteur du bulbe oculaire; *v*, vomer.

internasale; en arrière de cet angle le bord interne, oblique en dehors, porte une rangée de dents à laquelle fait directement suite la rangée des dents implantées sur l'apophyse

postérieure. Son bord externe sinueux s'adosse au bord interne des apophyses palatines prémaxillaire et maxillaire.

L'apophyse dentée (fig. 22 et 23) semble une excroissance née de l'angle postéro-interne du vomer ; mais nous l'avons vu naître de la réunion de dents isolées, développées sur place,

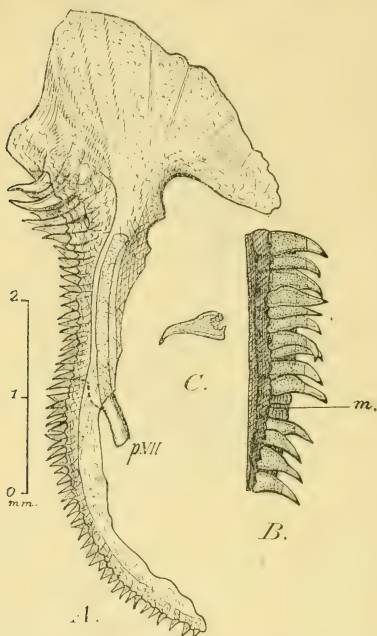


Fig. 23. — Vomer gauche du n° 10. A, vomer entier, vu par la face ventrale ; *p VII*, nerf palatin de la VII^e paire. B, région moyenne de l'apophyse dentée vue par son bord interne: *m.* place où deux dents ont été luxées. C, une dent luxée.

l'une derrière l'autre (fig. 12, 20), comme si la présence de la dent précédente conditionnait la naissance de la dent suivante. Elle ne résulte donc ni d'un bourgeonnement de la table vomérienne, ni de la formation simultanée d'ébauches dentaires disjointes, disséminées sur son parcours, et qui deviendraient

ensuite confluentes. Son mode de formation est très spécial, les dents qui l'édifient : *a*) naissant isolément ; *b*) dans le voisinage des ébauches dentaires précédentes, et *c*) seulement dans une direction donnée.

Les dents serrées l'une contre l'autre le long du bord interne de l'apophyse (fig. 23) ont leur pointe orientée en bas et en dedans et non en bas et en dehors comme O. HERTWIG (1874) le figure (fig. 36, Pl. I). On peut distinguer deux régions dans l'apophyse : l'une antérieure, concave en dedans, l'autre postérieure concave en dehors. La première, un peu plus large que la seconde, est plus verticale ; ses dents sont dirigées presque directement en bas ; sa face interne est intimement appliquée contre le bord du parasphénoïde et de l'orbitosphénoïde. Elle présente une gouttière longitudinale au-dessus des racines des dents, dans laquelle le nerf palatin de la VII^e paire (*p. VII*) passe et se trouve conduit dans la région nasale sur la face dorsale du bouclier vomérien. La région postérieure de l'apophyse présente, par rapport à la première, une torsion, qui tourne sa face interne en bas et les pointes des dents en dedans ; sa face dorsale n'est pas comme celle de la région antérieure au contact du parasphénoïde, mais *distante de celui-ci* et, particulièrement à son extrémité, elle en est séparée par le muscle rétracteur du globe oculaire qui prend insertion à la face ventrale du parasphénoïde (fig. 22, *r*). La terminaison de l'apophyse est libre dans la muqueuse ; elle se fait sur la ligne transversale qui joint les surfaces articulaires des carrés (*ca*), en dedans du trou de sortie du nerf palatin de la VII^e paire et de l'anse que fait la carotide externe (*ce*) en se continuant par l'artère palatine (*ap*), juste au-dessous de l'endroit où la carotide interne (*ci*) passe dans le crâne.

O. HERTWIG (1874) et WIEDERSHEIM (1877) considèrent le vomer comme formé de deux os, le vomer et le palatin. Leur soudure se ferait à l'union des régions antérieure et postérieure de l'apophyse dentée, à l'endroit marqué par un trait pointillé sur la figure 23, A. Mais j'ai enlevé le vomer du n° 10 en totalité sans apercevoir, même après l'action d'une lessive de potasse, aucune trace de suture et nous avons vu d'autre part que la région palatine du ptérygo-palatin ne se séparait de l'aile ptérygoïdienne (fig. 8, 10) que pour disparaître par régression. Cepen-

dant l'apophyse est fragile ; elle casse facilement à l'endroit marqué sur la figure 23 A quand, en maintenant le bouclier, on la soulève par la pointe ; cet endroit correspond au milieu de l'S denté du bord interne (fig. 22), au lieu même où les auteurs cités ont figuré (O. HERTWIG, Pl. I, fig. 23, 24, 36 ; WIEDERSHEIM, Pl. XXIII, fig. 72, *S. atra*) la division de l'os en vomer et palatin. Il y a donc lieu de penser que ces savants ont pris un trait de cassure pour l'indice d'une suture. CUVIER (1824, Pl. 25) figure les vomers de *Salamandra maculosa* démunis de leur apophyse dentée.

Le dessin B de la figure 23 montre un fragment grossi de la région antérieure de l'apophyse vu par sa face interne. On y observe que la longueur du socle de cément est double de celle du cône de dentine et d'émail ; le fond du socle est englobé dans une masse osseuse commune qui forme comme un trottoir interne et sa partie moyenne est adossée et en partie soudée sur son côté externe à un mur qui la soutient. En C (fig. 23) est dessinée une dent luxée qui montre la base de son socle ouverte. Toutes ces dents n'ont qu'une pointe d'émail ; celles à deux pointes que figure O. HERTWIG (1874, fig. 1, Pl. III) n'appartiennent pas au vomer ; ce sont des dents maxillaires.

Dans la région du bouclier et dans la région terminale de l'apophyse où les dents ont une direction en dedans plus prononcée, les socles dentaires s'allongent beaucoup et prennent l'aspect de tubes alignés côte à côte sur la partie interne de la table osseuse. Les dents se développent en dedans du vomer ; car, pendant l'ablation de la muqueuse, on a enlevé deux et trois rangées de jeunes dents isolées dont les plus courtes étaient aussi les plus internes.

Le bouclier vomérien n'est pas seulement une table osseuse qui protège la région nasale contre la pression des aliments introduits dans la cavité buccale ; il maintient encore par sa présence une distance fixe entre l'arc denté maxillaire et la table médiane du parasphénoïde. Il contribue donc à empêcher une déformation de la partie antérieure du crâne par suite de compression transversale ; il est appuyé solidement par son bord externe contre les apophyses palatines des maxillaire et prémaxillaire ; en dedans c'est par une crête de sa face dorsale qu'il est arc-bouté contre le parasphénoïde. Cette crête est cons-

tituée, au niveau de l'apophyse, par le bord externe de la gouttière où passe le nerf palatin de la VII^e paire et se prolonge sur le bouclier par un saillant situé à la limite externe des socles dentaires. Le conduit palatin débouche à la face inférieure du cartilage nasal entre ces deux lignes d'appui au parasphénoïde : celle de l'apophyse, et celle de la table vomérienne ; ces deux lignes, comme le bord latéral du parasphénoïde qu'elles encadrent, forment par leur réunion un angle ouvert en dedans, saillant du côté de l'attache du cartilage antorbitaire au trabécule cranien. Grâce à cet emboîtement du coin latéral du parasphénoïde par le vomer, celui-ci est fixé dans sa position. Du côté du bord externe quelques sinuosités du vomer, encastrées dans des sinuosités inverses de l'arc denté, contribuent de même à maintenir les os en place. Le vomer joue ainsi dans l'architecture du palais le rôle d'une pièce intermédiaire qui permet à la boîte crânienne de résister aux poussées latérales et antérieures exercées sur le museau ; et si l'on réfléchit qu'il s'étend en arrière sur les côtés de la choane sous le cartilage antorbital à la place même où chez les Anoures le palatin forme une poutre transverse entre le maxillaire et le parasphénoïde, on comprend que la présence chez les Urodèles d'un palatin développé le long du cartilage anté-orbital n'ajouterait rien à la structure du crâne de ces animaux au point de vue de sa consolidation, tandis que la présence d'un palatin est au contraire une nécessité chez les Anoures où le vomer est réduit à l'état d'une plaquette isolée, développée comme un îlot sur le plancher nasal (Voir p. 390).

Le ptérygoïde osseux (fig. 22, 24, 25) dans sa forme définitive est très différent de celui de la larve et, malgré que les processus de sa transformation soient plus difficiles à suivre et à analyser que ceux du vomer, son remaniement n'en est pas moins manifeste, ainsi qu'on en peut juger par la comparaison des figures 13, 17, 21 avec les figures 22, 24, 25. La feuille osseuse qui constituait au-dessous de la loge orbito-temporale l'aile postérieure et plane du ptérygo-palatin s'est d'abord limitée, après la régression de la palette palatine et de la tige ptérygoïdienne, à une plaquette triangulaire en rapport avec la région des muscles masticateurs et la face ventrale du carré ; puis cette plaquette a changé son orientation en ce sens que son

sommet antérieur oblique en dedans s'est tourné en dehors (fig. 10, 17). Ce changement de direction est dû en partie au transport en arrière de l'extrémité articulaire du carré (GAUPP, 1906, p. 703) (fig. 10) et en partie aux modifications propres de l'os (fig. 17). Celui-ci au lieu de passer en pont au-dessous de la fosse orbito-temporale s'applique maintenant d'une manière étroite à la loge aponévrotique des muscles adducteurs de la

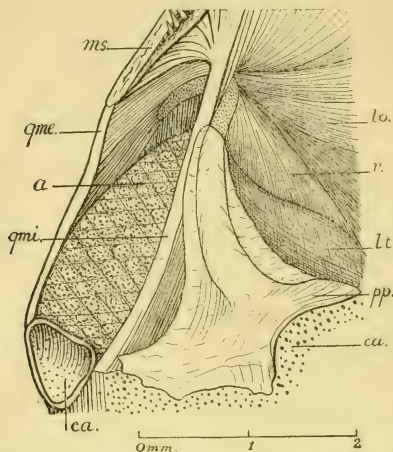


Fig. 24. — Disposition de la partie inférieure de la loge temporale droite chez le n° 10. *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure; *ca*, cartilage carré (surface articulaire); *lo*, loge orbitaire; *lt*, loge temporale; *m*, maxillaire supérieur; *pp*, ptérygoïde osseux; *pt*, ptérygoïde cartilagineux; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne; *r*, partie antérieure de la loge temporale où s'invagine le recessus cutané.

mâchoire (*a*, fig. 22 et 24); il se moule pour ainsi dire sur elle et sur la tige du ptérygoïde cartilagineux interposée entre elle et lui. Par suite de ce changement d'orientation, le ptérygoïde osseux incline davantage en bas son bord externe et fait avec le parasphénoïde un angle d'environ 45°, de sorte qu'il constitue sur les côtés de la voûte palatine une sorte de joue osseuse.

L'aspect général du ptérygoïde s'est modifié et on le remar-

que aisément sur l'os isolé (*pp*, fig. 25) et sur les os en place (*pp*, fig. 22 et 24).

La partie moyenne de son bord postérieur se prolonge en arrière ; elle contourne maintenant la face postérieure du carré en produisant un angle nouveau. L'angle externe se trouve près de l'articulation maxillaire et se met en relation à ce niveau avec l'os carré d'origine enchondrale, bien qu'on n'observe pas encore d'union entre les deux os de membrane et de cartilage. L'angle interne vient au contact du parasphénoïde, ainsi que la plus grande partie du bord postéro-interne, dont l'épaisseur est grande. Il s'établit de cette façon entre le ptérygoïde et le bras latéral saillant du parasphénoïde une véritable articulation et, dans la profondeur, le processus basal du carré présente une fonte du cartilage et se sépare du crâne cartilagineux. On sait depuis Stöhr (1879) qu'une fissure se produit chez *Triton cristatus* entre le processus otique et la capsule de l'oreille. Mais, d'après GAUPP (1906, p. 704), le processus basal resterait uni à la base du crâne. Il n'en est rien chez *Salamandra maculosa*, et, de plus, le processus antérieur doit aussi subir un ramollissement, car le carré présente chez la jeune salamandre une mobilité légère et complète sur le crâne.

L'angle antérieur du ptérygoïde se trouve en contact intime avec la loge aponévrotique des masticateurs, juste au-dessus du ligament quadrato-maxillaire interne qui en constitue le faisceau fibreux inférieur le plus puissant. Mais ce n'est que progressivement qu'il acquiert cette situation et les changements graduels de sa position vis-à-vis de ce faisceau sont le meilleur moyen de mesurer le changement d'orientation de l'os ; ainsi, chez la larve n° 7, fig. 13, le sommet antérieur est distant du bord du ligament ; de plus, l'extrémité du ptérygoïde cartilagineux se trouve interposée entre ce bord et lui ; plus tard, chez la larve n° 8, le ptérygoïde cartilagineux se place en dedans de la pointe osseuse et il garde cette position dans la forme définitive.

Les bords latéraux du ptérygoïde sont échancrés ; le bord externe est mince, écailleux, légèrement crénelé ; le bord interne épais, massif et résistant, se recourbe vers le haut autour du ptérygoïde cartilagineux et s'enroule même autour de lui dans sa région postérieure (fig. 25).

Les faces ventrale et dorsale, la première tournée en dedans,

l'autre en dehors, montrent manifestement deux territoires (fig. 24 et 25), un postérieur moulé sur la face ventrale du carré, l'autre antérieur, qu'on peut appeler « masticateur » et qui se trouve en contact avec le ptérygoïde cartilagineux. Celui-ci est logé dans une gouttière de l'os si profonde qu'il semble s'y être imprimé par pression au stade où l'aile ptérygoïdienne, en partie décalcifiée, était devenue malléable. La gout-

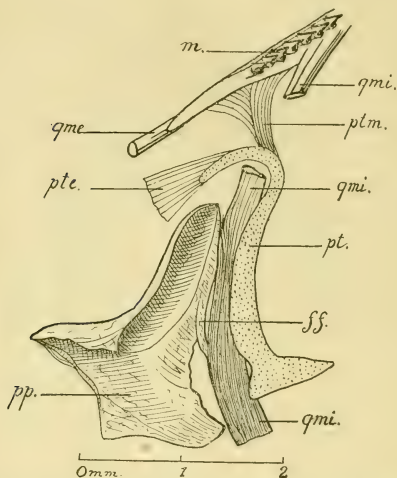


Fig. 25. — Rapports des ptérygoïdes osseux et cartilagineux droits avec les faisceaux fibreux avoisinants ; même disposition que la fig. 24 sauf que le ptérygoïde osseux a été renversé en dehors et montre sa face dorsale. ff, fibres du ligament quadrato-maxillaire pénétrant le ptérygoïde osseux ; m, maxillaire ; pp, ptérygoïde osseux ; pt, ptérygoïde cartilagineux ; pte, faisceaux fibreux ptérygoïdiens externes ; ptm, faisceaux fibreux ptérygo-maxillaires ; qme, qmi, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne.

tière fait saillie sur la face ventrale (fig. 24) mais, sur la face dorsale, quand la tige cartilagineuse est en place, l'ensemble des ptérygoïdes osseux et cartilagineux offre une surface plane.

Le ptérygoïde cartilagineux ne présente au contact de l'os aucune trace d'ossification ; il n'est du reste pas à son contact direct, car il est entouré par une gaine fibreuse et contenu pour ainsi dire dans la paroi de la loge temporale. Par contre, quel-

ques faisceaux fibreux de cette paroi situés au-dessus du ligament quadrato-maxillaire interne pénètrent le bord externe du ptérygoïde osseux (*ff*, fig. 23) et semblent jouer dans sa texture le rôle de fibres de Sharpey ; mais la plupart des faisceaux de la loge temporale passent au-dessus de lui ; ils forment couvercle au-dessus de la gouttière où est logé le ptérygoïde cartilagineux et vont en dedans et en avant compléter la gaine aponévrotique des muscles adducteurs de la mâchoire ; parvenus au devant de ceux-ci ils renforcent le fascia prétemporal (fig. 24) qui sépare la loge temporale (*tt*) de la loge orbitaire (*lo*).

Le ptérygoïde cartilagineux, né sur la partie antéro-interne du carré qui voisine le milieu de sa longueur (fig. 24), est une tige étroite dirigée en avant et en dehors, beaucoup plus longue que le ptérygoïde osseux, à la face dorsale duquel elle est située. Elle le dépasse en avant, et se recourbe en dehors à son extrémité antérieure. Cette disposition, *en crochet*, n'a encore été signalée chez aucun Urodèle. Il est admis en effet, depuis WIEDERSHEIM (1877, p. 474), que le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles après s'être dirigé en avant et en dehors vers le maxillaire se termine librement près de lui sauf chez *Ranodon* (fig. 69 et 70), où il rejoint le cartilage antéorbitaire en passant le long de la face interne du maxillaire supérieur. Ici, chez *Salamandra maculosa*, la tige cartilagineuse serait assez longue pour toucher le maxillaire et courir le long de sa face interne ; pourtant elle suit un autre trajet. Après avoir quitté la gouttière du ptérygoïde osseux (fig. 24), elle s'appuie sur la paroi fibreuse interne de la loge masticatrice, accompagne quelque temps le ligament quadrato-maxillaire interne au-dessus duquel elle est placée, puis, arrivée à l'endroit où finit la loge temporale et où commence la loge orbitaire, elle est arrêtée par le fascia prétemporal qui sépare les deux loges et se recourbe en dehors. Elle semble au premier abord se diriger vers le maxillaire supérieur auquel prend insertion le fascia prétemporal ; mais elle monte en tournant dans l'interstice orbito-temporal et se trouve située au-dessus du maxillaire quand elle aboutit à la face externe de la loge temporale (fig. 26).

La tige cartilagineuse en montant dans le fascia prétemporal vient se mettre en contact avec l'anneau fibreux périorbitaire et s'unit à lui par des fibres nombreuses. Au niveau de la

région la plus convexe de sa courbe elle envoie aussi quelques fibres au maxillaire supérieur (fig. 25, *ptm*). Ces fibres sont situées au-dessus de celles qui constituent le très fort ligament quadrato-maxillaire interne dont les faisceaux s'étalent en bouquet sur l'apophyse palatine du maxillaire depuis sa pointe jusqu'à l'attache du vomer (fig. 22) ; elles sont faibles et peu résistantes par rapport à celles-ci et ne dépassent guère en avant la région des dents les plus postérieures ; aucune d'elles ne peut être

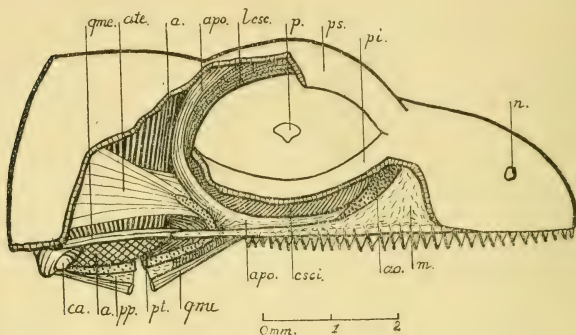


Fig. 26. — Face latérale droite de la tête du n° 10 montrant, dans le sens vertical, le trajet du ptérygoïde cartilagineux ; dans la dissection, le ligament quadrato-maxillaire externe *qme*, le ptérygoïde osseux *pp* et le ptérygoïde cartilagineux ont été sectionnés à mi-longueur de la fosse temporale ; *a.*, muscle adducteur de la mâchoire inférieure ; *ao*, cartilage antorbital ; *apo*, anneau fibreux péri-orbitaire ; *ate*, aponévrose temporale externe ; *ca*, surface articulaire du cartilage carré ; *csci*, cul-de-sac conjonctival de la paupière inférieure ; *lsc*, limite du cul-de-sac conjonctival de la paupière supérieure ; *m*, maxillaire supérieur ; *p*, pupille ; *pi*, paupière inférieure ; *pp*, ptérygoïde osseux ; *ps*, paupière supérieure ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne.

suivie, comme celles du ligament quadrato-maxillaire interne, jusqu'au cartilage antorbital et la pointe du vomer. Mais, par contre, l'extrémité recourbée en arrière du crochet cartilagineux, émet des fibres nombreuses qui renforcent la paroi externe de la loge temporale (fig. 24 et 26, *ate*) et qui s'éparpillent depuis le ligament quadrato-maxillaire externe jusqu'à mi-hauteur de la région temporale.

Le cartilage antorbital (fig. 22 et 26, *ao*) est une languette apla-

tie dorso-ventralement, tendue entre l'orbïto-sphénoïde et l'apophyse montante du maxillaire supérieur. Elle adhère intimement à la face interne de celle-ci et se recourbe vers le haut en s'étalant, pour se continuer avec la paroi cartilagineuse externe du sac nasal ; au niveau de son attache maxillaire elle est assez intimement unie à l'anneau fibreux périorbitaire et au cul-de-sac conjonctival de la paupière inférieure ; ceux-ci en arrière d'elle reposent tous deux sur la face dorsale de l'apophyse palatine du maxillaire. Elle reçoit aussi du côté de la voûte palatine l'insertion de quelques fibres émanées du ligament quadrato-maxillaire interne, mais elle est tout à fait distante de la tige cartilagineuse ptérygoïdienne à laquelle elle n'est reliée que d'une manière tout à fait indirecte par les adhérences que toutes deux contractent avec le ligament quadrato-maxillaire interne et l'anneau fibreux périorbitaire.

Nous avons parlé jusqu'à présent de la loge temporale comme si elle ne contenait que les muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; elle présente cependant dans sa région ventrale deux compartiments distincts (fig. 22 et 24) : l'un postérieur et interne rempli par les muscles (*a*), l'autre antérieur et externe occupé par un recessus cutané (*r*), développé dans l'angle de la fente buccale. Quand la mâchoire est abaissée le recessus disparaît, la peau est dépliée ; mais au moment de la fermeture de la bouche, la peau, adhérente à la face externe des tendons adducteurs, les suit dans leur ascension et forme entre les ligaments quadrato-maxillaires un cul-de-sac profond. Cette fosse cutanée n'est développée chez *Salamandra maculosa* qu'en avant et en dehors des muscles ; nous verrons chez *Amblystoma* qu'elle entoure de chaque côté la moitié antérieure des muscles adducteurs ; c'est sa présence et l'allongement du maxillaire pendant la métamorphose qui déterminent ici les rapports du ligament quadrato-maxillaire interne (*qmi*, fig. 22). Nous ne voyons pas en effet ce ligament arriver directement à la pointe du maxillaire ; il en est écarté par le recessus cutané ; ses faisceaux se dirigent donc vers la partie moyenne de l'apophyse palatine puis retournent en arrière vers la pointe maxillaire ; ces fibres récurrentes constituent la partie renforcée antérieure la plus ventrale de la loge temporale ; c'est au-dessus d'elles que le ptérygoïde cartilagineux dessine son crochet (fig. 24).

N° 11. *Salamandra maculosa* (variété *corsica*), mâle adulte de 17 cm. 5. — La tête et le tronc ont une longueur de 9 cm. 7, la queue est longue de 7 cm. 8. L'apophyse dentée du vomer présente la disposition spéciale à cette variété : une courbe antérieure de petit rayon et très prononcée, concave en dedans, en demi-anneau, une région moyenne rectiligne, adossée sur la ligne médiane à celle du côté opposé, une région postérieure coudée brusquement en dehors.

Le ptérygoïde osseux n'est pas mobile sur le parasphénoïde mais au contraire soudé à lui ; il est soudé aussi en arrière au squameux et fait corps en dehors avec l'os carré ; le quadratum est enclos dans une sorte de cadre osseux qui l'immobilise. L'autostylie est de nouveau constituée, après une phase de mobilité du carré commençant à la métamorphose et se prolongeant pendant la jeunesse de la forme parfaite ; mais elle n'a plus la même signification ; elle est *secondaire et consécutive aux soudures osseuses qui s'établissent entre les os de revêtement*. En raison de ces données, seul le type larvaire de continuité de substance cartilagineuse mérite la désignation de protostylique, attribuée par GREGORY (1904) et KERR GRAHAM (1908) à la forme la plus primitive d'attache du palato-carré au crâne.

Le ptérygoïde cartilagineux a la même disposition et les mêmes rapports que chez la jeune Salamandre n° 10 ; il est cependant moins indépendant des faisceaux fibreux du ligament quadrato-maxillaire interne et du fascia prétemporal au milieu desquels il se trouve comme noyé ; ses connexions avec l'anneau fibreux périorbitaire au-dessus du maxillaire supérieur sont très intimes. Le maxillaire s'étend plus loin que chez la jeune Salamandre terrestre, en une tige rigide, dont la pointe arrive jusqu'au tiers postérieur de la loge temporale ; le ligament quadrato-maxillaire externe, ou jugal, est donc très court.

III. — La voûte palatine d'*Amblystoma tigrinum* et d'*Amblystoma opacum*

J'étudie dans ce chapitre la voûte palatine d'*Axolotls* soit à différents stades de la vie larvaire, soit au cours de la métamorphose, et la voûte palatine d'*Amblystomes*. L'observation de chaque

animal est exposée séparément ; elle comprend, comme celle de chaque exemplaire de *Salamandra maculosa*, plusieurs étapes, l'examen de la voûte buccale avant toute intervention, la dissection des os de l'arc denté interne, la notation des connexions qu'ils présentent entre eux et avec les organes de la région, la préparation des éléments cartilagineux et fibreux de l'appareil voméro-ptérygo-palatin. Dans la révision des premiers stades je passe rapidement sur les faits connus et j'insiste particulièrement sur l'enchaînement des dispositions successives que prennent avec l'âge les diverses parties de l'appareil. Je me suis attaché particulièrement à montrer l'influence des conditions biologiques sur la constitution de l'arc denté, en procédant par voie expérimentale. D'un côté je décris des larves normales, c'est-à-dire bien nourries et n'ayant jamais souffert, et de l'autre j'expose l'état d'Axolotls morts de maladie ou soumis à un jeûne prolongé. Ayant de plus réussi à arrêter la métamorphose à mi-chemin (WINTREBERT, 1908) par la remise à l'eau d'Axolotls qu'une exposition forcée à l'air, selon le procédé de MARIA VON CHAUVIN (1885), avait incités à se transformer, je montre que ces *demi Amblystomes* ne possèdent à la voûte palatine que des os incomplètement développés, des *demi-vomers* et des *ptérygoïdes peu étendus*.

A. — Larves normales, en bonne santé

N° 12 (fig. 27). *Jeune Axolotl de 20 millimètres de long.* — Le crâne a une longueur de 4 millimètres ; sa base est représentée figure 26. On y reconnaît les os suivants : le parasphénoïde médian (*ps*) ; les plaquettes vomériennes dentées appuyées sur le cartilage nasal (*v*) ; les ptérygo-palatins, larges et dentés en avant, terminés en pointe et dépourvus de dents en arrière (*pp*) ; les prémaxillaires (*pm*) au devant de la région nasale, garnis de nombreuses dents et d'un processus prénasal qu'on aperçoit par transparence et qui se dresse comme une épine au devant de la région olfactive. Les maxillaires ne sont pas encore nés. Les ptérygo-palatins sont appliqués par la partie interne de leur plaquette dentée sur le tubercule cranien correspondant, à l'endroit même où ils sont nés ; ils forment avec les vomers l'ébauche

d'un arc denté dont chacune des moitiés est oblique en avant et en dedans.

N° 13 (fig. 28). *Jeune Axolotl de 28 millimètres de longueur.* — La tête longue de 6 millimètres, est représentée (fig. 28) vue par la face dorsale. La mâchoire inférieure, légèrement abaissée, montre deux os dentés : le dentaire (*d*) et le splé-

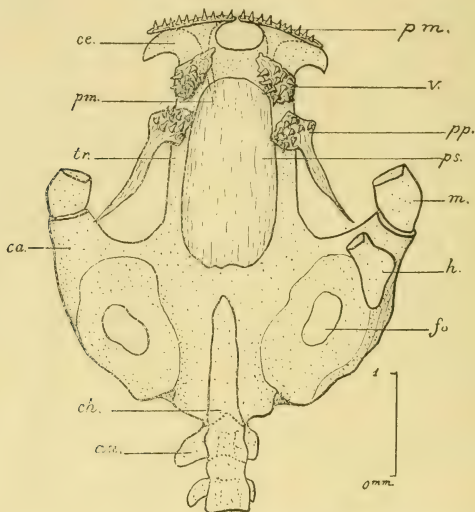


Fig. 27. — Base du crâne du n° 12 (Jeune Axolotl de 20 millimètres de long); *an*, arc neural de la première vertèbre; *c*, chorde dorsale; *ca*, cartilage carré; *ce*, cartilage ethmo-nasal; *fo*, fenêtre ovale; *h*, cérato-hyal; *m*, cartilage de Meckel; *pm*, prémaxillaire; *pp*, ptérygo-palatin; *ps*, parasphénoïde; *tr*, trabécule crânien; *v*, vomer.

nial (*sp*) placés l'un en dehors, l'autre en dedans du cartilage de Meckel (*m*). La mâchoire supérieure ne comprend encore que le prémaxillaire (*pm*), il a l'aspect d'un rateau à dents nombreuses dont le manche s'élève au contact du cartilage crânien en dedans du frontal (*f*). L'arc denté interne de la voûte palatine est au complet; composé du vomer (*v*) en avant, du ptérygo-palatin (*pp*) en arrière, il est facilement visible sur la face

dorsale du crâne en raison de l'absence du maxillaire supérieur et du manque d'éléments osseux au niveau de la partie latérale et postérieure de la boîte cartilagineuse du crâne. L'ablation du globe oculaire et des muscles masticateurs laisse largement ouverte la fosse orbito-temporale. On aperçoit au fond de celle-

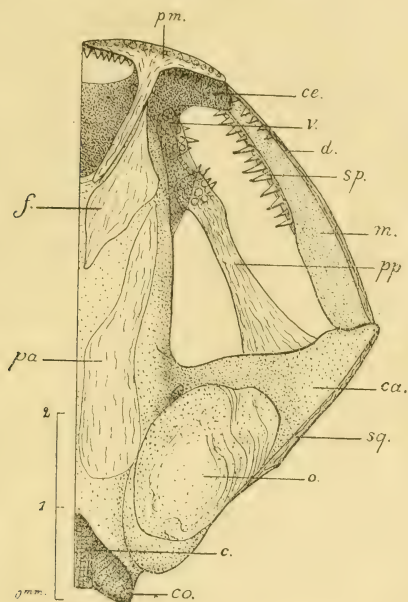


Fig. 28. — Face dorsale du crâne du n° 13 (Jeune Axolotl de 28 millimètres de long); *c*, chorde dorsale; *ca*, cartilage carré; *ce*, cartilage ethmoïdal; *co*, condyle occipital; *d*, dental; *fr*, frontal; *m*, cartilage de Meckel; *σ*, région otique; *pa*, pariétal; *pm*, prémaxillaire; *pp*, ptérygo-palatin; *sp*, splénial; *v*, vomer.

ci la face dorsale des deux os; on reconnaît qu'ils sont placés l'un derrière l'autre, orientés suivant une ligne oblique en avant et en dedans, partant de la région moyenne du carré et aboutissant en avant près de la ligne médiane.

Le vomer (*v*) est une plaquette triangulaire allongée à sommet antérieur qui porte 15 dents à droite, 16 dents à gauche; à droite,

la plus grande dent se trouve isolée en avant ; deux dents suivent, puis viennent les autres dents placées transversalement sur 3 rangs. L'os est étroitement appliqué sur le cartilage ethmo-nasal et de haut l'on n'aperçoit directement que sa partie postéro-externe ; il est rattaché en arrière par des faisceaux fibreux au ptérygo-palatin. Celui-ci est une lame osseuse allongée, légèrement étranglée vers le milieu, élargie à ses extrémités ; elle s'insère en avant sur le trabécule cranien près du plan nasal ; elle adhère en dedans au bord du parasphénoïde, et s'attache en arrière à la face ventrale du carré ; sa partie moyenne est libre. La palette antérieure, quadrangulaire, *située dans l'axe longitudinal de l'os*, est plantée de dents nombreuses ; partout ailleurs les dents manquent. Les faces de la lame ne regardent pas directement en haut ou en bas ; mais la face dorsale est orientée en haut et en dehors et la face ventrale, en bas et en dedans, de sorte que le bord interne est plus élevé que le bord externe.

Les dents de l'arc palatin ne sont pas toutes dirigées dans le même sens ; la plupart tournent leur pointe vers le centre de la cavité buccale, mais beaucoup sont inclinées en d'autres sens, soit en bas et en arrière, soit en bas et en dehors.

Les dents antérieures de la mâchoire inférieure sont dirigées vers le haut et appartiennent au dentaire ; elles s'engrènent avec celles du prémaxillaire qui sont dirigées vers le bas ; mais les dents postérieures du dentaire ne trouvent dans la mâchoire supérieure aucune dent qui leur corresponde. Les dents les plus antérieures du splénial commencent en arrière du plan transversal qui passe derrière les prémaxillaires ; elles sont fortes et longues, et se dirigent non seulement en haut mais en dedans, vers l'arc denté de la voûte palatine ; pourtant, dans le rapprochement des mâchoires, elles sont loin de toucher les dents de cet arc ; en outre, de grosses dents existent encore sur le splénial en arrière du plan transversal passant par les dernières dents de la palette ptérygo-palatine. Dès ce stade on doit donc conclure des faits observés que les dents ne s'opposent pas directement les unes aux autres dans l'acte de la mastication, qu'elles ne sont pas disposées de manière à mâcher l'aliment, mais qu'elles saisissent et retiennent la proie dans la cavité buccale. Les deux pièces de l'arc denté interne sont solidaires

l'une de l'autre dans le maintien de l'animal capturé qui cherche à se dégager ; car elles sont réunies par des ligaments ; de plus la liaison solide du ptérygo-palatin au carré d'une part, au parasphénoïde de l'autre, empêche tout le système palatin d'être arraché par traction. La longue apophyse pré nasale du prémaxillaire joue un rôle analogue à celui de l'aile ptérygoïdienne ; elle ancre fortement l'os dans le masif facial et lui permet de résister aux efforts que fait la proie pour se dégager. Celle-ci est aspirée par étapes et l'on voit dans les aquariums des larves engloutir peu à peu leurs congénères par ce mécanisme après les avoir saisies par la queue.

N° 14 (fig. 29 et 30). *Axolotl de 6 mois, long de 9 centimètres*. — La tête est aussi longue que large (15 mm.) ; la longueur du tronc est de 3 cent. 5, celle de la queue 4 cent. L'aspect de la voûte palatine est rendu dans son ensemble sur la figure 29. Le bourrelet muqueux de l'arc denté maxillaire a été conservé, mais la muqueuse a été extirpée à l'endroit du palais pour découvrir les pièces de l'arc denté interne et montrer leurs rapports avec les organes avoisinants. La fente buccale est très large quand la bouche est fermée ; c'est le cas de l'*Axolotl* dessiné, dont la mâchoire inférieure a été sectionnée au ras de ses articulations avec les carrés, un peu plus haut cependant à droite qu'à gauche. Mais la fente buccale ne conduit pas seulement entre les arcs maxillaires ; car ceux-ci ne s'étendent que sur la partie médiane de la fente et à peine sur les deux tiers de sa largeur ; de chaque côté d'eux, comme chez la larve de Salamandre (fig. 3, 7, etc.), se trouvent des récessus labio-maxillaires ou jugaux, dans lesquels viennent se loger, au moment du rapprochement des mâchoires, les valvules des coins de la bouche ; quand la gueule s'ouvre les joues tendues entre les mâchoires deviennent verticales, les valvules se déplissent, tirées, abaissées comme des rideaux par les maxillaires inférieurs ; l'ouverture buccale se limite sur les côtés, s'arrondit, prend l'aspect d'un goulot à travers lequel les proies peuvent être attirées dans la bouche par aspiration.

Le vomer (*v*) est une palette très allongée, triangulaire à base postérieure, formant avec celle du côté opposé, qu'elle touche presque sur la ligne médiane, un arceau très surbaissé ; il

côtoye par la partie moyenne de son bord interne le pan coupé antéro-externe du parasphénoïde (ps), tandis qu'il se trouve séparé de l'arc denté maxillaire et de son bourrelet muqueux par un large sillon; sa base postérieure s'adosse à la plaquette ptérygo-palatine (pp), en dedans de la choane (ch); les dents implantées sur lui se groupent (fig. 30) en 3 et 4 rangées transversales, sauf au niveau de son extrémité antérieure étroite qui

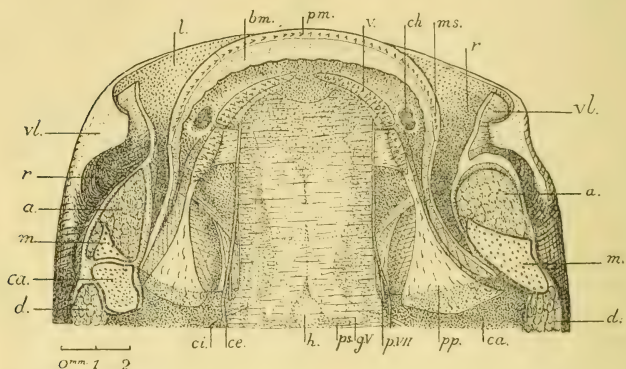


Fig. 29. — Voûte palatine du n° 14 (*Axolotl* de 6 mois long de 9 centimètres), dont la muqueuse a été enlevée en arrière du bourrelet maxillaire (bm); le parasphénoïde (ps) transparent laisse voir une partie du cerveau; a , muscles adducteurs de la mâchoire inférieure; bm , bourrelet muqueux maxillaire; ca , cartilage carré; ce , carotide externe; ch , choane; d , déprimeur de la mâchoire inférieure; h , hypophyse; ci , carotide interne; l , lèvre supérieure; m , cartilage de Meckel; ms , maxillaire supérieur; pm , prémaxillaire; pp , ptérygo-palatin; ps , parasphénoïde; p VII, nerf palatin de la VII^e paire; r , recessus labio-maxillaire; v , vomer; vl , valvule latérale du coin de la bouche.

ne porte que 2 rangées; elles remplissent presque toute la face ventrale et ne laissent libre qu'un léger rebord à son pourtour. Le vomer adhère fortement par sa face dorsale au cartilage ethmo-nasal (ce), par son bord interne au parasphénoïde (ps), par sa base postérieure au ptérygo-palatin (pp).

Celui-ci a l'aspect d'une hache, à lame antérieure tournée vers le parasphénoïde, à manche élargi en arrière et inséré sur la partie moyenne du carré (ca). Les dents sont implantées sur deux

et trois rangées à la partie externe de la plaquette antérieure, dans l'axe de la tige étroite qui constitue le manche et dans le prolongement de l'arceau denté du vomer; la partie interne de la plaquette, dépourvue de dent, s'allonge au-dessous du trabécule cranien (*tr*) et du cartilage antorbital (*ao*), jusqu'au parasphénoïde; elle adhère très fortement à ces organes. La tige, fort rétrécie en largeur, est moins fragile qu'elle ne paraît,

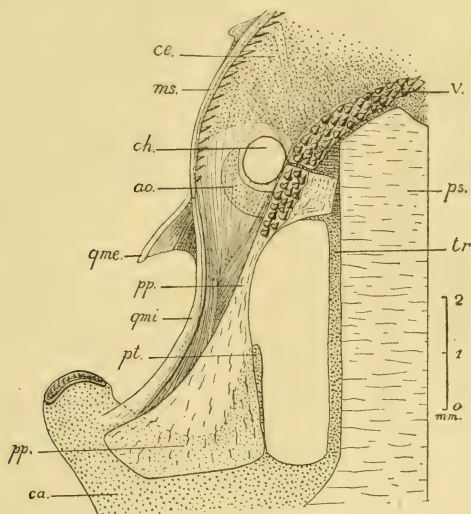


Fig. 30. — Appareil voméro-ptérygo-palatin droit du n° 14 (Voir fig. 29) vu par la face ventrale; *ao*, cartilage antorbital; *ca*, cartilage carré; *ce*, cartilage ethmo-nasal; *ch*, choane; *pp*, ptérygo-palatin; *ps*, parasphénoïde; *pt*, ptérygoïde cartilagineux; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaire externe, interne; *tr*, trabécule; *v*, vomer.

car elle est plus épaisse que les extrémités. L'aile ptérygoïdienne s'étend vers la surface articulaire du carré; elle recouvre en dedans le processus ptérygoïdien cartilagineux, encore peu développé, qui naît du quadratum dans sa partie interne vers le milieu de sa longueur, et qui croît en avant, parallèlement au trabécule.

Les deux bords du ptérygo-palatin sont courbes; l'interne

circonscrit avec le carré et le trabécule crânien un espace, qui est la *Fenestra palatinalis* ou *médiopalatinalis* (gaumengrube de Boas, 1914); en dehors de l'externe, se trouve la loge des muscles masticateurs; celle-ci n'est pas limitée en dehors par un pont osseux quadrato-maxillaire comme chez la plupart des Stégocéphales et chez les Anoures; elle n'est encadrée que par deux ligaments quadrato-maxillaires, l'un interne, l'autre externe qui vont de la pointe du maxillaire supérieur au carré (*qme*, *qmi*, fig. 30) et qui en raison de leurs rapports et de leurs homologies pourraient être désignés sous le nom de *quadrato-jugal* et de *ptérygo-maxillaire*. La loge ainsi délimitée n'en représente pas moins, chez les larves et chez les adultes des Urodèles, la partie inférieure de la fosse temporale, la *Fenestra basi temporalis* (untereschlâfenöffnung de Boas). Le ligament interne (*qmi*) prolonge en bas et en dehors le bord externe de l'os ptérygo-palatin; l'aile ptérygoïdienne osseuse dans sa partie postérieure, et le ptérygoïde cartilagineux, renforcent la gaine fibreuse masticatrice.

Les fenêtres palatine et temporale des larves d'Urodèles ne correspondent cependant pas exactement aux fenêtres de même nom que l'on rencontre dans les groupes de Vertébrés terrestres. Chez ceux-ci, le processus antérieur ou ptérygoïdien du palato-quadratum, ainsi que le ptérygoïde osseux, se dirigent en avant et en dehors vers le maxillaire, tandis que chez elles il s'oriente en avant et en dedans vers le parasphénoïde. Il résulte de cette disposition qu'ici la pointe du maxillaire et la palette dentée du ptérygoïde sont distantes l'une de l'autre; l'intervalle considérable qui les sépare est comblé par des faisceaux fibreux. Les Urodèles parvenus à l'état parfait montrent dans la conformation de la base du crâne une structure moins différente de celle des autres vertébrés grâce à l'application plus étroite de l'aile ptérygoïdienne à la loge musculaire des adducteurs et à l'orientation de son extrémité antérieure vers la pointe du maxillaire.

N° 14 bis. Un *Axolotl* du même âge ayant 8 centimètres de long montre avec quelques variantes les mêmes dispositions. Le vomer n'est pas partout couvert de dents; il n'a pas de rebord externe; mais il possède, comme le ptérygoïde, une petite tablette

interne nue et adossée au parasphénoïde. Les extrémités antérieures des deux vomers, séparées par un intervalle notable, sont réunies par un ligament; une membrane fibreuse épaisse réunit aussi le bord externe de cet os à l'arc denté maxillaire. Quant au ptérygo-palatin, son aile postérieure est mince, transparente, manifestement plus fragile que la palette antérieure.

N° 15 (fig. 31 et Pl. III A). *Axolotl adulte mâle de 17 c. de long.* — Queue longue de 85 millimètres. Tête longue de 19 millimètres, large de 20 millimètres. La disposition des os est assez différente, dans le détail, de celle qu'elle présente à un stade plus jeune. Le vomer (*v*) (fig. 31) est une plaquette dentée quadrangulaire allongée, de 4 millimètres de longueur sur 1 millimètre de large; il présente un arceau de dents fortes et longues alignées sur un seul rang, qui traverse en diagonale sa face inférieure, allant de l'angle antéro-interne à l'angle postéro-externe. Entre l'état signalé chez le n° 14 et la disposition trouvée ici un changement considérable s'est donc produit, en rapport avec l'âge. La réduction de nombre des rangées de dents se fait progressivement. O. HERTWIG (1874, p. 114) a signalé que déjà chez les larves d'*Axolotl* de 4 centimètres de longueur, les plus âgées qu'il ait examinées, les rangées de dents, primitivement au nombre de quatre, sont réduites à deux. Le bord interne du vomer est échancré et dans l'échancrure s'avance un coin saillant du bord antéro-externe du parasphénoïde; le bord externe, comme l'ensemble de l'os et comme l'arceau denté, est convexe en dehors vers l'arc maxillaire.

Le ptérygo-palatin (*pp*) est un os long de 10 millimètres environ qui, comme une poutre solide élargie à ses extrémités, traverse le fond de la fosse orbito-temporale. Ses faces ne sont pas horizontales, mais placées de telle sorte que la face ventrale regarde en dedans et en bas vers l'axe de la cavité buccale. La tige qui forme sa partie moyenne est étroite, mais elle ne manque pas d'épaisseur et se raccorde par un col large à la plaquette dentée antérieure; celle-ci ne présente, comme le vomer, qu'un seul rang de dents fortes qui sont pressées les unes contre les autres dans le sens longitudinal et dont les socles sont transversalement étalés; ces dents sont implantées sur le bord externe épaissi.

L'aile ptérygoïdienne s'étend loin en arrière sur la face ventrale du carré (*ca*) et descend en dehors jusqu'à la surface articulaire de celui-ci; son bord externe est mince; il est même irrég-

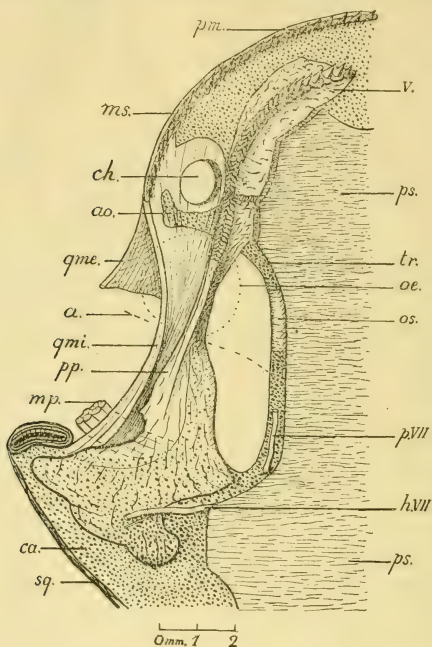


Fig. 31. — Appareil voméro-ptérygo-palatin droit du n° 45 (*Axolotl* adulte mâle de 17 centimètres). *a*, ligne pointillée indiquant la limite antérieure des muscles adducteurs de la mâchoire; *ao*, cartilage anteorbital; *ca*, cartilage carré; *ch*, choane; *h VII*, nerf hyomandibulaire de la VII^e paire; *mp*, faisceaux musculaires quadrato-ptérygoïdiens; *ms*, maxillaire supérieur; *oe*, cercle pointillé de projection verticale du globe oculaire; *os*, orbitosphénoïde; *pm*, prémaxillaire; *pp*, ptérygo-palatin; *ps*, parasphénoïde; *p VII*, nerf palatin du facial; *tr*, trabécule cartilagineuse; *sq*, squameux; *v*, vomer.

gulièrement échancré devant le carré, à l'endroit où passe dans la loge des masticateurs le faisceau quadrato-ptérygoïdien (*mp*); celui-ci est composé de fibres musculaires qui prennent insertion sur le carré, à la base du ptérygoïde cartilagineux et sur la face dorsale de l'aile ptérygoïdienne.

Le ptérygoïde cartilagineux a été figuré sur le dessin malgré qu'il soit peu visible par transparence. Il suit le bord interne du ptérygo-palatin, presque parallèle au trabécule crânien (*tr*) jusqu'à mi-chemin de la fenêtre médio-palatine, c'est-à-dire jusqu'à la région plus spécialement orbitaire de la fosse orbito temporale; il reste donc dans le territoire masticateur.

En avant de ce territoire se trouve la région orbitaire; celle-ci n'est pas absolument localisée au voisinage de l'œil; car les insertions des muscles oculaires, et particulièrement celle du rétracteur du bulbe, débordent sur les régions voisines; mais l'œil en est le centre et la question se pose de connaître d'une manière exacte sa situation topographique. Précédemment, KESTVEN (1916), étudiant les relations des ptérygoïdes et du parasphénoïde chez les Vertébrés, a émis l'assertion que le ptérygoïde des Amphibiens est toujours postéro-latéral, ou latéral c'est-à-dire externe par rapport à l'orbite, tandis qu'il lui est au contraire interne chez les Reptiles. Cette conclusion, en ce qui concerne les Amphibiens, n'est conforme à la réalité que pour les Anoures; chez les Urodèles, par contre, *le ptérygoïde n'est jamais situé en dehors de l'œil*. Le ptérygo-palatin des larves passe au-dessous de lui et plutôt en dedans de son pôle inférieur, ainsi qu'on le voit sur la figure 30 (*œ*) où l'on a tracé en pointillé la projection verticale du pourtour oculaire; d'autre part le ptérygoïde des Amblystomes reste confiné à la région masticatrice, ainsi que nous le verrons plus loin (fig. 45). Chez la larve un stylet enfoncé verticalement à l'entrée du nerf optique traverse la voûte buccale en dedans de la tige osseuse ptérygo-palatine, mais la plus grande partie de l'œil est située en dehors d'elle et l'on doit admettre que le ptérygo-palatin passe au-dessous du globe oculaire et non en dehors de lui.

La boutonnière formée par les ligaments quadrato-maxillaires interne et externe n'encadre pas seulement les tendons et la partie ventrale des muscles adducteurs de la mâchoire; en avant de la ligne (*a*) qui marque la limite des muscles se trouve un espace triangulaire qui n'est pas comblé par les masticateurs; il correspond en haut à la partie externe du globe oculaire, et, en bas, à la muqueuse qui tapisse l'arrière-fond du recessus labio-maxillaire (voir fig. 29).

Le cartilage antorbitaire (*ao*) a l'aspect d'une jambe dirigée,

transversalement, du trabécule dont elle émane vers la pointe maxillaire qu'elle n'atteint pas. Elle se termine librement par une languette coudée vers l'avant, ayant l'aspect d'un pied et ne présente aucun lien qui la réunisse au maxillaire ; elle n'adhère pas non plus au bord postérieur de la choane qu'elle encadre ; mais bien qu'elle soit libre de connexions fibreuses elle est cependant entourée d'une gaine faite de toutes les fibres qui comblent l'espace ptérygo-maxillaire et qui se rendent du cartilage carré à la région nasale. La base de la languette cartilagineuse émanée du trabécule crânien (*tr*), soutient manifestement la palette ptérygo-palatine dentée contre les pressions que celle-ci subit de la part des aliments. Derrière la racine de la jambe, le trabécule cartilagineux s'ossifie et forme l'orbito-sphénoïde (*os*).

N° 16 (fig. 32 et 33). *Axolotl femelle de 6 ans de 22 centimètres de long.* — Le tronc et la tête ont une longueur de 10 cm. 5 ; la queue est longue de 11 cm. 5. La longueur de la tête, depuis le museau jusqu'à la partie postérieure des condyles occipitaux est inférieure à sa largeur : 21 millimètres pour 23 millimètres ; mais cette vieille larve a les deux premières vertèbres soudées au crâne et le massif crânio-vertébral entier forme une pièce longue de 29 millimètres. Le ptérygo-palatin possède une longueur de 12 millimètres ; le vomer atteint 5 millimètres.

L'ensemble de la voûte palatine subit par suite de l'âge quelques modifications. Nous avons vu d'abord dans les stades jeunes (fig. 27, 28, 30) toute la surface du vomer et de la palette antérieure du ptérygo-palatin, plantée de dents, sur plusieurs rangées ; nous avons observé ensuite que la palette dentée ptérygo-palatine laissait dépourvue de dents la languette osseuse qui touche le parasphénoïde (*ps*, fig. 30) et que le vomer se garnissait sur son pourtour d'une marge non dentée (fig. 31). Nous voyons donc que les dents ne se développent plus sur toute l'étendue des plaquettes, que leur nombre diminue, que leur implantation se localise et qu'elles finissent par s'aligner sur un seul rang. Ici les dents, hautes et puissantes sont rejetées sur le bord externe du vomer et du ptérygo-palatin, adossées à une saillie de ce bord qui leur constitue une véritable rampe de soutien analogue à celle que forment pour les dents de l'arc

maxillaire les processus dentaires. Les dents vomériennes et palatines sont si hautes que leur pointe se trouve presque au même niveau horizontal que la pointe des dents maxillaires.

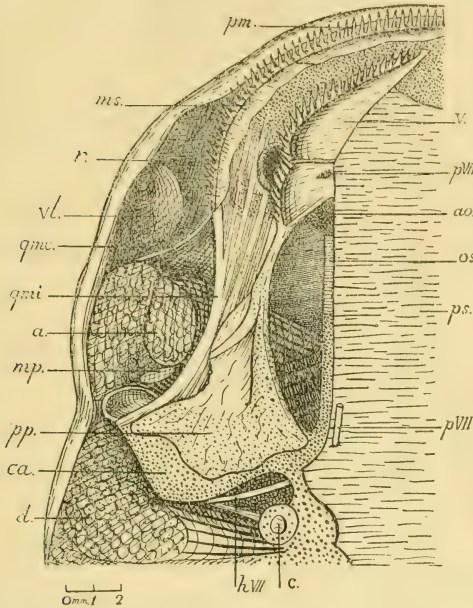


Fig. 32. — Voûte palatine du côté droit chez le n° 16 (*Axolotl* femelle de 6 ans et 22 centimètres de long) vue par la face ventrale, débarrassée de la muqueuse; le muscle rétracteur du bulbe oculaire est enlevé; *a.*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure; *ao.*, cartilage antorbital à sa naissance sur le trabécule; *c.*, columelle; *d.*, muscle déresseur de la mâchoire inférieure; *h. VII.*, nerf hyomandibulaire; *mp.*, faisceau musculaire quadrato-ptérygoidien; *ms.*, maxillaire supérieur; *os.*, orbito-sphénoïde; *pm.*, prémaxillaire; *pp.*, ptérygo-palatin; *ps.*, parasphénoïde; *p. VII.*, nerf palatin du facial; *qme.*, *qmi.*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne; *r.*, recessus labio-maxillaire; *v.*, vomer; *vl.*, débris de la valvule labio-latérale.

Les régions dentées de l'arc interne sont pourvues, comme les maxillaire et prémaxillaire d'un processus interne palatin

fort étendu et les deux arcs osseux, l'interne et l'externe, sont unis par une membrane fibreuse très résistante.

La ligne des dents de l'arc voméro-ptérygo-palatin ne forme pas un arceau régulier comme chez la larve précédente (fig. 31) ; en effet, la série des dents postérieures du vomer revient brusquement en dedans et en arrière figurant une courbe de plus petit rayon que celle des dents antérieures ; et de plus les dents ptérygo-palatines ne continuent pas cette courbe serrée, mais de nouveau sont implantées suivant un arc de plus grand rayon, de sorte que l'ensemble des dents figure un accent circonflexe. On compte sur les vomers 22 à 25 dents 7 à 8 sur les ptérygo-palatins.

La tige ptérygo palatine est étroite mais compacte, épaisse et résistante ; elle semble se bifurquer à ses extrémités et encadrer entre ses prolongements latéraux la plus grande partie des palettes dentée, en avant, ptérygoïdienne en arrière ; cependant la branche externe de la bifurcation postérieure est interrompue avant d'atteindre le carré par une échancrure semblable à celle que nous avons déjà remarquée sur l'*Axolotl* précédent (fig. 31). La palette dentée palatine est perforée d'un orifice qui donne passage au nerf palatin de la VII^e paire, dont on aperçoit en arrière sur le parasphénoïde la sortie du crâne ; derrière le carré passent le nerf hyomandibulaire et le nerf du muscle déprimeur de la mâchoire, appartenant tous deux au facial. La lame osseuse ptérygo-palatine regarde du côté buccal, en bas et en dedans.

Du ptérygoïde et du carré montent vers le maxillaire supérieur et le cartilage ethmo nasal une série de faisceaux fibreux superficiels dont on peut distinguer trois groupes : *a*) un externe puissant, formant le ligament quadrato-maxillaire interne ou ptérygo-maxillaire, *b*) un moyen se perdant dans l'intervalle qui sépare les deux arcs dentés et contribuant à former la membrane fibreuse qui les réunit, *c*) un interne qui suit la tige osseuse ptérygo-palatine, passe au-dessus de la plaquette dentée, se prolonge jusqu'au-dessus du vomer et s'insère depuis le pourtour de la choane jusqu'au parasphénoïde. Cette expansion interne s'étend aussi en profondeur et nous apercevons sur la figure 33 les rapports de sa partie profonde.

La figure 33 représente le côté gauche de la voûte palatine

du même animal : le vomer (*v*) et le ptérygo-palatin (*pp*) ont été soulevés et réclinés du côté de la ligne médiane ; au-dessus d'eux on aperçoit les expansions habituelles du crâne cartilagineux, la tige ptérygoïdienne (*pt*), la jambe antéorbitaire (*ao*), le cartilage ethmo-nasal (*ce*). Ce dernier touche le maxillaire en dehors

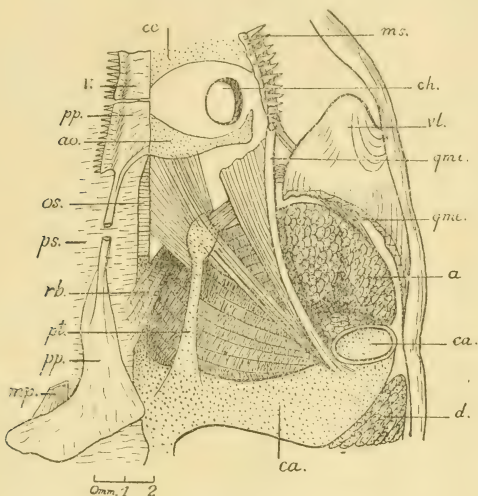


Fig. 33. — Région ptérygo-palatine profonde du côté gauche chez le n° 46 (voir fig. 32) vue par la face ventrale après qu'on a récliné en dedans les os ptérygo-palatin et vomer : *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ao*, cartilage antorbital ; *ca*, cartilage antorbital ; *ce*, cartilage ethmo-nasal ; *ch*, choane ; *d*, muscle déprimeur de la mâchoire inférieure ; *mp*, muscle quadrato-ptérygoïdien ; *ms*, maxillaire supérieur ; *os*, orbito-sphénoïde ; *pp*, ptérygo-palatin ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *gme*, *gmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne ; *rb*, rétracteur du bulbe oculaire ; *v*, partie postérieure du vomer sectionnée ; *vl*, valvule labio-latérale.

tandis que ni le ptérygoïde cartilagineux ni la jambe antéorbitaire ne vont jusqu'à lui. Le pied de cette dernière, plongé au milieu des fibres quadrato-maxillaires et quadrato-ethmoïdales est, comme celui de l'*Axolotl* précédent (n° 15), absolument indépendant ; en incisant sa gaine aponévrotique on le trouve libre d'attache ; mais il n'en est pas de même pour l'extrémité

antérieure du ptérygoïde cartilagineux. Celle-ci, renflée en bouton, est au contraire un véritable rendez-vous de faisceaux fibreux qui s'entrecroisent ; beaucoup y prennent relai. On reconnaît aux fibres deux directions principales qui se croisent à angle presque droit. Le plus grand nombre suit l'orientation de l'arc denté interne au-dessus duquel elles sont situées ; parties du carré près de la surface articulaire, elles vont vers l'insertion du cartilage antéorbitaire sur le trabécule et l'orbitosphénoïde ; les autres émanant du renflement cartilagineux, semblent plus spécialement continuer la tige cartilagineuse et se dirigent en avant et en dehors ; elles passent au-dessus des trousseaux fibreux superficiels du ligament quadrato-maxillaire qui vont à la choane et à la mâchoire, s'adossent aux fibres du fasciaprététemporal, contournent avec lui la partie antérieure de la loge temporale et vont enfin se joindre aux faisceaux fibreux qui constituent la paroi externe de cette loge. Cette expansion fibreuse suit le même trajet que le crochet antérieur du ptérygoïde cartilagineux chez la Salamandre adulte (n^{os} 10 et 11, fig. 24 et 26) mais elle est beaucoup moins puissante que l'expansion fibro-cartilagineuse de cette dernière.

Du reste on ne peut généraliser à tous les Axolotls âgés la description précédente du ptérygoïde cartilagineux ; car parmi les larves étudiées quelques-unes seulement possèdent une disposition semblable ; la plupart des tiges ptérygoïdiennes ne présentent pas de renflement terminal et finissent librement au milieu des faisceaux qui vont du ptérygoïde osseux à la région de la choane. Il arrive même qu'une larve présente un type différent du côté droit et du côté gauche. C'est le cas du vieil Axolotl en ce moment examiné ; du côté droit, en effet (fig. 32), la tige ptérygoïdienne après s'être dégagée du ptérygoïde osseux plonge entre les faisceaux conjonctifs qui vont à la choane ; elle se dirige vers la pointe du maxillaire qu'elle n'atteint pas et se termine sans contracter de connexions fibreuses. La tige est ici plus longue que du côté gauche ; elle reste intimement appliquée à la surface de la loge temporale et suit en somme la même direction que l'expansion fibreuse externe que nous avons signalée dans l'étude du ptérygoïde gauche, celle de la première partie du crochet cartilagineux de la Salamandre arrivée à l'état parfait (n^o 10). On constate donc une tendance manifeste du ptéry-

goïde cartilagineux à acquérir, à la fin de son développement larvaire, une direction et des rapports différents de ceux de l'appareil osseux ptérygo-palatin. Il n'en est pas de même au début de sa croissance. Né de la partie interne du carré, il suit d'abord le bord interne du ptérygoïde osseux et se dirige directement en avant, parallèlement au trabécule cranien ; c'est au moment où il aboutit à la partie antérieure de l'aile ptérygoïdienne qu'il se tourne en dehors ; ce changement d'orientation peut être souligné par un coude assez brusque ainsi que WISSLOW (1898, p. 137, fig. 9 et 10) l'a déjà signalé. Il importe de remarquer que si la naissance du ptérygoïde cartilagineux est tardive, son orientation en dehors l'est encore davantage et ne commence à s'effectuer qu'au dernier temps de la croissance larvaire. Il semble aussi que l'appareil osseux ptérygo-palatin larvaire, tôt établi dans l'ontogénie, soit fixé dans son état chez la larve, et que le ptérygoïde cartilagineux, tard venu, indépendant du premier, représente une étape plus avancée du développement ; car, par l'orientation de son extrémité vers le maxillaire avant la métamorphose, il paraît devancer les modifications que subira plus tard le ptérygoïde osseux et anticiper en quelque sorte sur les événements de la transformation.

En réalité il n'en est rien et, si l'on suit attentivement les connexions du ptérygoïde cartilagineux, on reconnaît qu'englobé dans la paroi interne de la loge temporale dès sa naissance, il en subit le sort. Il se porte en avant jusqu'à ce qu'il trouve devant lui la cloison qui sépare la fosse orbitaire de la fosse temporale. Il est alors empêché d'aller plus loin dans cette direction et se trouve forcé d'obliquer en dehors le long du fascia prétemporal. Celui-ci prend insertion sur le maxillaire ; le ptérygoïde cartilagineux le suit ; il semble attiré vers l'os alors qu'il est simplement forcé de s'orienter de son côté. Il est plus ou moins long et s'arrête souvent chez les Urodèles avant d'atteindre le maxillaire, comme chez *Amblystoma tigrinum*. Parfois aussi il est assez long pour se placer à son contact ; cependant il ne prend pas nécessairement cette position juxtamaxillaire et il continue parfois de tourner dans la paroi de la loge temporale au devant des muscles masticateurs, jusqu'à venir sur leur face externe, comme chez *Salamandra maculosa* (fig. 24, 25).

On ne peut plus dire après cette observation qu'il tend à récupérer par son trajet final un état primitif qu'il aurait perdu par dégénérescence, état qui consisterait en sa réunion avec le cartilage antorbital et en la constitution d'une arcade cartilagineuse quadrato-ethmoïdale semblable à celle des Anoures. On est au contraire conduit à admettre que le ptérygoïde cartilagineux primitivement solidaire du ptérygo-palatin osseux trouve devant lui, en raison de son apparition tardive, des dispositions anatomiques établies qu'il ne peut vaincre. Celles-ci commandent son orientation. Il suit la paroi de la loge temporale dans laquelle il est engagé et tourne avec elle au devant des muscles adducteurs de la mâchoire, soit en s'arrêtant en arrière de la pointe du maxillaire (type *Amblystoma tigrinum*), soit en longeant la face interne de celui-ci (type *Ranodon*), soit en passant au-dessus de lui sur la face externe de la tête (type *Salaman-dra*). Il arrive, du reste, que sur son trajet le ptérygoïde cartilagineux contracte des adhérences avec les trousseaux fibreux qui l'entourent et qui semblent alors prendre insertion sur lui ; et particulièrement on remarque qu'il présente assez souvent, comme ici, chez le vieil Axolotl n° 16 (fig. 33), une adhérence avec les fibres temporales antérieures qui naturellement contourment en dehors la loge des muscles adducteurs.

B. — *Axolotls en état de misère physiologique.*

Le lot d'Axolotls dont je décris ici la voûte palatine se compose d'animaux en mauvais état de santé, arrivés au terme de leur développement larvaire. Le premier (n° 17), vivant dans la pleine eau d'un grand aquarium, a subi une émaciation graduelle par suite de maladie. Les autres (nos 18 à 21) ont servi de matériel pour une expérience d'incitation artificielle à la métamorphose selon le procédé d'assèchement graduel de MARIA VON CHAUVIN (1883) et se sont montrés *réfractaires* à la métamorphose. Les mauvaises conditions qui leur furent imposées pendant plusieurs mois, en particulier la contrainte de vivre plus qu'à moitié hors de l'eau, déterminèrent un amaigrissement progressif, puis un état de cachexie qui, pour trois d'entre eux, (nos 18, 20, 21) aboutit à la mort. Après l'examen de l'Axolotl

malade en pleine eau, les observations des animaux *réfractaires* sont données dans l'ordre croissant des lésions osseuses.

N° 17 (fig. 34). *Axolotl* femelle de 19 centimètres de long, malade, très amaigrie, morte en aquarium couverte de Saprolognées. Tête longue de 21 millimètres, large de 22 millimètres. La longueur du ptérygo-palatin est de 8 mm. 5 ; celle du vomer

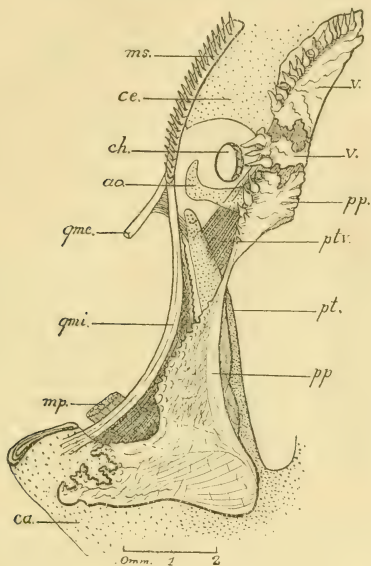


Fig. 34. — Appareil ptérygo-palatin droit du n° 17 (*Axolotl* femelle malade de 19 centimètres de long). Vu par la face ventrale ; aa, cartilage antorbital ; ce, cartilage ethmo-nasal ; ca, cartilage carré ; ch, choane ; mp, faisceau musculaire quadrato-ptérygoïdien ; ms, maxillaire supérieur ; pp, ptérygo-palatin ; pt, ptérygoïde cartilagineux ; ptp, faisceau fibreux ptérygovomérien ; qme, qmi, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne ; v, vomer.

de 4 millimètres. Ces deux os ont subi une régression très avancée, le dernier surtout, car il est séparé en deux fragments, un postérieur petit allongé transversalement, un antérieur plus long, tous deux portant des dents ; mais ces dents sont facile-

ment luxées et il suffit pour les détacher d'enlever la muqueuse sans précaution. La solution de continuité qui sépare les deux fragments n'est pas rectiligne, mais découpée en jeu de patience. Toute la plaquette osseuse est amincie. La place même des dents, un peu plus rapprochée du bord externe que du bord interne de la palette, est normale pour les dimensions de l'animal et l'état de sa croissance ; elle est intermédiaire entre la situation des dents chez le n° 15 (fig. 31) et la position qu'elles occupent chez le n° 16 (fig. 32).

Le ptérygo-palatin présente aussi des traces évidentes de résorption : *a*) sur la palette dentée antérieure échancrée en avant, portant des dents plus petites, en plus petit nombre que chez une larve normale, isolées de tout soutien osseux à leur partie externe ; *b*) sur la tige très grêle qui constitue sa portion moyenne ; *c*) sur l'aile ptérygoïdienne dont le bord externe est crénelé, denticulé, tandis que les bords interne et postérieur restent intacts.

Le ptérygoïde cartilagineux n'est pas touché par la régression ; il est remarquablement long et présente dans sa partie terminale l'orientation et les connexions fibreuses que nous avons signalées du côté gauche chez le n° 16 (fig. 33). Comme chez celui-ci deux faisceaux de fibres profondes s'insèrent sur lui (fig. 34), un faisceau ptérygo-vomérien interne large et étalé, un faisceau prétemporal plus étroit qui tourne en dehors et fait partie de la paroi fibreuse de la loge temporale.

N° 18 (fig. 35). *Axolotl de 15 centimètres, réfractaire à la métamorphose, mort d'inanition.* — Très maigre, il a des branchies très atrophiées. Cependant les limbes de la queue, recroquevillés, persistent et les palmures interdigitales sont présentes. L'appareil ptérygo-vomérien long en tout de 13 millimètres a un ptérygo-palatin de 9 millimètres et un vomer de 4 millimètres. Les deux os sont amincis ; leur largeur est réduite par une régression qui entame et découpe les bords. Les dents vomériennes sont situées sur une seule rangée au milieu de la palette osseuse comme il est normal à cet âge (n° 15, fig. 31). Les dents ptérygo-palatines disposées sur un seul rang sont à leur place régulière pour le degré de croissance de la larve. Mais toutes les dents sont petites et tiennent à peine à leur piédestal osseux ;

en effet l'ablation prudente de la muqueuse a suffi pour en déchausser quelques-unes.

Les palettes dentées reposent sur une membrane fibreuse épaisse très apparente et l'on voit un grand nombre de fibres décalcifiées sortir des feuillets osseux à l'endroit des bords échancrés (*fs*).

La tige ptérygoïdienne persiste étroite et fragile et, comme

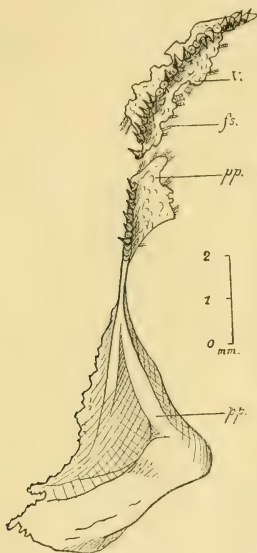


Fig. 35. — Arc osseux voméro-ptérygo-palatin du n° 18 (*Axolotl* de 15 centimètres « réfractaire » à la métamorphose) vu par la face ventrale; *fs*, fibres de Sharpey décalcifiées sortant de l'os et passant dans la membrane fibreuse voisine; *pp*, ptérygo-palatin; *v*, vomer.

chez le n° 17, l'aile du ptérygoïde n'est entamée que sur son bord externe, mince et flexible; le bord interne, qui couvre le ptérygoïde cartilagineux reste épais.

N° 19 (fig. 36). *Jeune Axolotl* de 9 centimètres, réfractaire à la métamorphose. — La tête large de 10 millimètres a une longueur de 9 mm. 5. Le vomer a 2 mm. 75 de long et le ptérygo-palatin

6 millimètres de longueur ; tous deux ont subi une régression plus avancée que les os de la larve précédente. Le vomer (*v*) porte deux rangées de dents ainsi qu'en témoigne la figure A où la muqueuse a été laissée en place. En B, l'os se présente à découvert ; toutes les dents internes sont restées dans la muqueuse, ainsi que trois dents de la rangée externe. La plaquette a été rongée en dehors et son bord interne est très frangé.

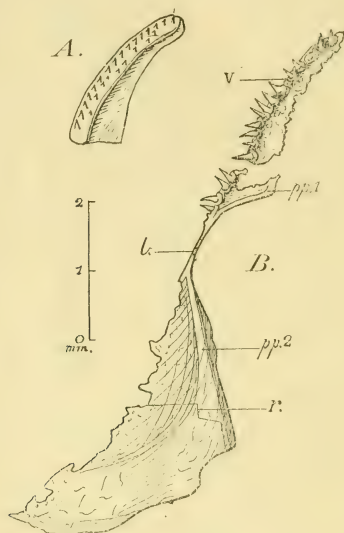


Fig. 36. — Bourrelet muqueux vomérien (A) et arc osseux voméro-ptérygo-palatin (B) du côté droit chez le n° 19, vus par la face ventrale (*Axolotl* de 9 centimètres « réfractaire » à la métamorphose) ; *l*, ligament décalcifié qui réunit la région palatine (*pp* 1) à la région ptérygoïdienne (*pp* 2) ; *r*, trait de rupture de l'aile ptérygoïdienne au cours de son isolement ; *v*, vomer.

L'altération du ptérygo palatin est fort intéressante. La tige moyenne, grêle, est complètement décalcifiée en un point de son parcours (*l*) ; l'os est ainsi composé de deux parties : l'une antérieure, que l'on pourrait appeler palatin, l'autre postérieure qui pourrait être nommée ptérygoïde ; les deux parties sont unies par un ligament (*l*) qui représente la partie mem-

brancuse précédemment ossifiée. La palette antérieure porte sur son bord externe encore épais plusieurs dents dont quelques-unes sont longues ; son bord antérieur est entamé profondément tandis que son bord postéro-interne plus épais est intact.

L'aile ptérygoïdienne, feuillet osseux fragile, s'est brisée suivant le trait marque *r* pendant qu'on opérait son ablation ; la ligne irrégulière de séparation passe juste en avant de l'attache de l'os au cartilage carré. La plage externe de l'aile plus amincie que la région interne, présente un bord très anfractueux. Des deux contreforts postérieurs qui partent de la tige moyenne, l'interne est présent, tandis que l'externe est comme sectionné à son point de départ.

N° 20 (fig. 37). *Petit Axolotl réfractaire de 82 millimètres mort d'inanition*. — Il est maigre, possède des branchies très réduites et des limbes caudaux très atrophiés. Le repli latéral de la lèvre supérieure est diminué. Le vomer est moins touché que le ptérygo-palatin, car il est entier. Il possède deux rangées de dents dont les socles tiennent assez bien sur la plaquette osseuse et une troisième rangée située plus en dedans qui a été enlevée avec la muqueuse ; la bordure interne, dépourvue de dents sur la figure 37 est donc en réalité plus étroite qu'il n'est indiqué sur le dessin. Le bord postérieur est entamé et l'on ne voit en dehors des dents aucun trottoir osseux.

Le ptérygo-palatin est très atteint. La tige moyenne, en complète régression, n'est plus représentée que par quelques débris épars. On a enlevé pour les dénombrer tout l'appareil ptérygo-palatino-vomérien d'une seule pièce avec tous ses éléments osseux, fibreux et cartilagineux et l'on a disséqué ces différentes parties en respectant l'élément fibreux qui les réunit.

La plaquette dentée présente deux rangées de dents, mais la plupart de celles qui constituent la rangée interne n'adhèrent pas à l'os ; les dents extrêmes de la rangée la plus haute, les antérieures et les postérieures sont facilement luxées ; le feuillet osseux très mince est réduit de largeur.

L'aile ptérygoïdienne isolée présente une partie interne presque intacte comme chez les Axolotls précédents, mais toute une région externe trouée, déchiquetée en jeu de patience.

Le ptérygoïde cartilagineux, par contre, ne semble pas souffrir

du mauvais état général de l'*Axolotl*; il est même long pour l'âge de la larve. De la gaine aponévrotique qui l'entoure et de son bord interne portent des fibres ligamenteuses qui, se dirigeant en avant et en dedans, vont s'insérer au bord du parasphénoïde, aux cartilages antorbital et nasal; elles passent au-dessus des plaquettes dentées palatine et vomérienne et cons-

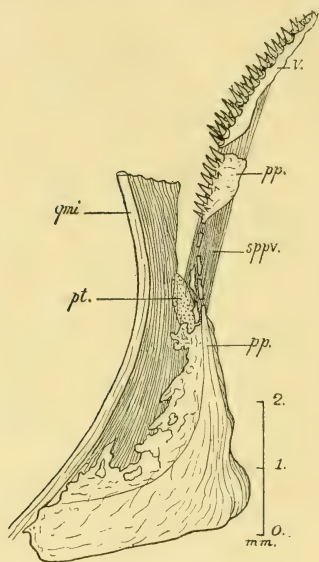


Fig. 37. — Appareil voméro-ptérygo-palatin droit du n° 20 (*Axolotl* de 8 cm. 2, «réfractaire» à la métamorphose) vu par la face ventrale; *pp*, ptérygo-palatin; *pt*, ptérygoïde cartilagineux; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne; *sppv*, substratum fibreux de l'arc ptérygo-palatino-vomérien; *v*, vomer.

tituent leur plan de soutènement, celui d'où elles tirent leurs travées directrices d'ossification (voir n° 18, fig. 35). Le fait de la pénétration des fibres de ce plan à l'intérieur des plaquettes est en faveur de la conception que celles-ci ne résultent pas seulement de la réunion de socles dentaires comme le pense O. HERTWIG, mais qu'elles proviennent aussi d'une ossification membraneuse profonde qui double et consolide l'os issu de la

muqueuse. Pour prendre une décision sur cette question, des recherches histologiques sont nécessaires; cependant je noterai dès à présent que le remaniement du vomer au cours de la métamorphose démontre avec évidence que deux processus entrent en jeu pour l'édification du vomer définitif, un processus d'édification dentaire, et un processus d'ossification membraneuse qui intervient spécialement pour la formation du bouclier vomérien (Voir p. 398).

Dans cet état très avancé de régression du ptérygo-palatin n'y a-t-il pas une part qui revienne à la métamorphose? La question doit se poser, car tout a été mis en œuvre chez les larves dites « réfractaires », pour la provoquer. Je pense que la réponse doit être négative; sans doute la métamorphose commence par des phénomènes de régression, mais ils ont une tout autre allure, comme on le verra par la suite et, dès qu'elle est déclenchée elle imprime aux os des modifications caractéristiques. Ces modifications seraient ici d'autant plus apparentes que le terrain est pour ainsi dire « préparé » par la régression à subir une histolyse rapide. Cependant les os régressés des Axolotls réfractaires n'ont pas l'aspect « métabolique ». Le vomer devrait présenter un foisonnement dentaire très intense de son bord interne, accompagné d'une décalcification et d'une chute rapide des dents à son bord externe; au contraire nous voyons qu'en dehors il garde ses dents, tandis qu'il régresse et perd ses dents du côté de la ligne médiane. Le bord externe de l'aile ptérygoïdienne est déchiqueté, percé d'orifices; des languettes pointues forment des caps avancés qui protègent des golfes profonds. On ne rencontre pas ce mode d'érosion pendant la métamorphose; l'histolyse s'y produit d'une façon beaucoup plus régulière et réduit l'os également, sur les différentes parties de son bord externe (Voir fig. 41 et 42 D). Si le début de la transformation s'était produit, les pointes osseuses, les aspérités auraient disparu; le bord aurait été nivelé. De plus la métamorphose ne fragmente pas seulement la tige et la région dentée du ptérygo-palatin, elle fait se résoudre aussi et s'évanouir tout l'appareil fibreux qui sert de substratum à ces pièces osseuses. Il ne s'agit plus d'une simple décalcification mais d'un remaniement complet des os de membrane, *membrane comprise*; or nous constatons chez les Axolotls réfrac-

taires la persistance de la membrane sous les os raréfiés, c'est-à-dire l'organisation même de la larve.

N° 21 (fig. 38 et 39). *Jeune Axolotl réfractaire de 9 centimètres, mort d'inanition.* — La tête a 13 mm. 5 de longueur et de largeur. Les branchies, les limbes caudaux, les palmures interdigitales sont atrophiés mais *présents*. La forme de la tête, l'aspect de la robe, l'allure générale de la larve n'indiquent aucun changement métabolique et cependant *la substance osseuse dentée de la voûte palatine a presque complètement disparu.*

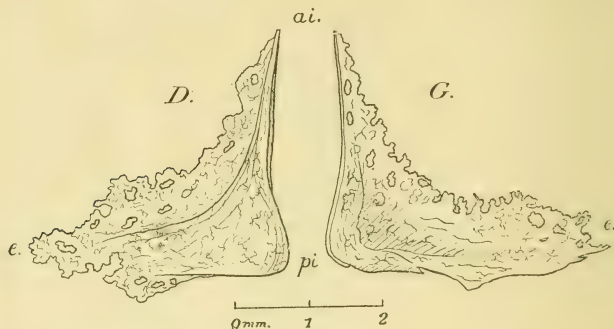


Fig. 38. — Pterygoïdes rongés par une raréfaction osseuse très prononcée chez le n° 21 (*Axolotl de 9 centimètres «réfractaire» à la métamorphose*) vus par la face ventrale. D, droit; G, gauche; ai, angle antéro-interne; e, angle externe; pi, angle postéro-interne.

A la place du vomer et de la plaquette antérieure du pterygo-palatin, on ne trouve plus que quelques noyaux osseux épars dans une membrane fibreuse témoin qui garde la forme des os évanouis et survit à leur disparition. Dans la muqueuse gonflée qui recouvre cette membrane sont enfouies un petit nombre de dents isolées. De la tige pterygo-palatine il n'existe plus trace.

La raréfaction osseuse se poursuit sur l'aile pterygoïdienne (fig. 38) dont la région externe est entièrement découpée, percée d'orifices, tandis que le bord interne garde encore une certaine épaisseur surtout du côté droit. L'angle antérieur,

pointu (*ai*), se dirige en dedans suivant l'orientation normale du ptérygo-palatin larvaire; l'angle externe (*e*) est déchiqueté par la régression; l'angle postéro-interne (*pi*) est arrondi et correspond à la région la plus résistante de la lame osseuse.

La régression osseuse ne se limite pas à la voûte palatine; elle s'étend à tous les os de l'organisme et elle envahit spécialement les maxillaires; la simple ablation de la muqueuse qui les recouvre suffit à arracher toutes les dents qu'ils portent (fig. 39, *ms*); le processus dental ainsi découvert montre la trace des dents disparues sous l'aspect de petits cratères qui représentent la base des socles dentaires restés adhérents à l'os (*sd*); le mur externe auquel les dents étaient adossées a diminué de hauteur et s'est en grande partie décalcifié.

La rupture des dents se produit au milieu du socle et toutes celles qui tombent, qu'elles appartiennent à l'arc denté interne (fig. 34, 35, 36) ou à l'arc maxillaire, présentent la même décalcification des deux tiers supérieurs du ciment qui est ramolli, de coloration bleuâtre, et peut être courbé par pression. Nous avons déjà remarqué chez *Salamandra maculosa* que le mécanisme de la chute des dents était identique pendant la métamorphose et nous verrons plus loin qu'il se reproduit pendant la transformation chez *Amblystoma tigrinum*. Ce qui différencie, à ce point de vue, la régression cachectique de la régression métabolique, ce n'est pas tant la manière dont les dents tombent que le lieu où elles tombent. Chez la larve, le vomer reste en place. Au cours de la métamorphose, le bord interne de cet os se reconstitue constamment par la réunion de dents nouvelles, en dedans et en arrière des dents précédentes; c'est au niveau du bord externe, et non plus à l'endroit du bord interne, comme au temps larvaire, que la chute des dents s'effectue, laissant à nu une plaquette osseuse nasale.

L'Axolotl en question (n° 21) n'est pas seulement remarquable par l'état avancé de sa résorption osseuse, mais aussi par la disposition des éléments cartilagineux et fibreux de l'appareil voméro-ptérygo-palatin. D'un côté, le cartilage antéorbital (*ao*, fig. 39) tourne légèrement en dehors autour de la choane (*ch*) et se met en relation par un petit lien fibreux avec la capsule nasale, en dedans du maxillaire qu'il n'atteint pas; c'est le prélude, en quelque sorte, de relations beaucoup plus impor-

tantes qui uniront les deux cartilages au temps de la métamorphose. D'un autre côté, la tige cartilagineuse ptérygoïdienne (*pt*) est très développée chez cet animal ; elle est large à sa base et sur la plus grande partie de son trajet qui est presque parallèle au trabécule cranien, puis présente un bouton au voi-

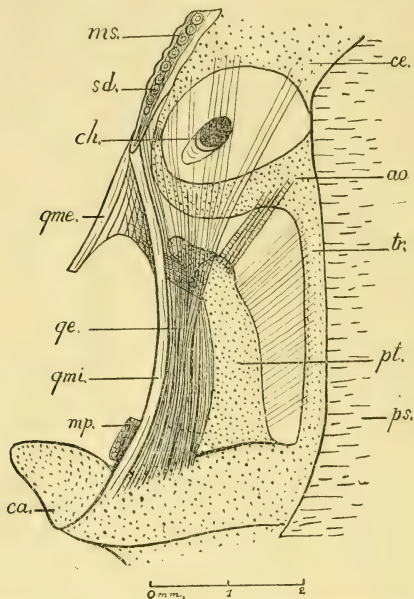


Fig. 39. — Aspect et connexions du ptérygoïde cartilagineux droit chez le n° 21 (voir fig. 38), après ablation de l'arc osseux et de son substratum membraneux ; *ao*, cartilage anté-orbital ; *ca*, cartilage carré (surface articulaire pour la mâchoire inférieure) ; *ce*, cartilage ethmo-nasal ; *ms*, maxillaire supérieur ; *ps*, parasphénoïde ; *pt*, ptérygoïde cartilagineux ; *ge*, ligament quadrato-ethmoïdal ; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne ; *sd*, socle dentaire ; *tr*, trabécule.

sinage de sa terminaison et finit par une petite expansion conique dirigée nettement en dehors. La tige est placée comme d'habitude dans une gaine fibreuse dépendant de la paroi interne de la loge temporale ; elle se dirige droit en avant appli-

quée à la face dorsale du ptérygoïde osseux jusqu'à ce qu'elle bute contre le fascia prétemporal ; elle ne le perce pas et ne pénètre pas dans la loge orbitaire, mais s'incline en dehors comme la paroi antérieure de la loge temporale. Peut-être, avant de se détourner de ce côté, stationne-t-elle un moment sur place, cherchant sa voie et produit-elle alors le renflement qui avoisine sa terminaison, peut-être, en raison des difficultés qu'elle rencontre alors dans sa croissance et des phénomènes d'irritation qui en sont la conséquence contracte-t-elle, avec les plans fibreux profonds de l'arc denté interne qu'elle ne peut accompagner, les adhérences qui la rattachent à la base du cartilage antorbital ? Mais ensuite, elle se dirige franchement en dehors le long du fascia prétemporal ; de ce côté aussi elle adhère par son bord aux fibres de la paroi temporale antérieure qui contournent la loge au-dessus des fibres quadrato-maxillaires et se perdent à sa face externe.

Sur la figure 39, la gaine du ptérygoïde cartilagineux est ouverte jusqu'au bouton antérieur. La paroi fibreuse temporale située en dehors de lui est composée de fibres puissantes auxquelles se mêlent des fibres superficielles émanées du carré. Celles-ci se rendent au plancher nasal autour de la choane (*ge*) en passant au-dessous de la loge orbitaire ; mais, comme un peu plus bas les fibres du ligament quadrato-maxillaire interne, et au même titre que les fibres profondes voisines de la tige ptérygoïdienne elles font partie, en arrière, de la loge temporale. Celle-ci finit, en arrière et en dedans, à l'attache interne du ptérygoïde sur le cartilage carré et l'aponévrose figurée en dedans de la tige ptérygoïdienne (fig. 39) est l'aponévrose sous-orbitaire prolongée entre la gaine de la tige et le parasphénoïde (*ps*).

C. — *La métamorphose d'Amblystoma tigrinum*.

Les trois larves étudiées ici sont parvenues à un stade déjà avancé de la transformation. Celle-ci a été obtenue par le procédé d'assèchement graduel de MARIA VON CHAUVIN (1883) ; c'est dire qu'elle a été provoquée artificiellement par des conditions défavorables à la persistance de la vie larvaire et au maintien d'un état de santé florissant. Il n'y a donc pas lieu de s'étonner que

chez ces larves on constate des phénomènes de régression osseuse plus prononcée que chez *Salamandra maculosa* dont la métamorphose est naturelle. Il est possible qu'au cours d'une métamorphose spontanée d'*Amblystoma tigrinum* le vomer conserve pendant son remaniement une plus grande étendue et que le cycle des dents qui reconstruisent à tout moment son bord denté soit moins éphémère que chez les larves observées. Mais l'allure générale de la transformation ne peut être affectée profondément par les circonstances spéciales qui président à sa mise en train et l'on peut considérer qu'à part la raréfaction osseuse, dont l'importance peut varier, les événements suivent leur marche régulière; ils sont en effet identiques dans leur ensemble à ceux qui se passent chez *Salamandra maculosa*.

C'est par la partie interne et postérieure que le vomer s'étend; sa région antéro-externe, au contraire, se dégarnit des dents qui sont implantées sur elle, puis la mince plaquette osseuse restante régresse à son tour pendant que l'os se construit plus loin du côté opposé par la formation de dents nouvelles. A la fin de la métamorphose externe, alors que l'animal a pris l'aspect d'un Amblystome, le vomer n'est plus constitué que par une petite languette disposée presque transversalement en arrière et en dedans de la choane, munie d'une ou de deux rangées de dents. A ce moment, aucune partie du bouclier vomérien n'est encore formée et il est évident qu'il sera constitué en dernier lieu par ossification membraneuse directe, car les néo-formations dentaires restent localisées à la région postérieure.

N° 22 (fig. 40 et Pl. III B). *Jeune Aneides de 11 c. à la fin de la métamorphose externe.* — La tête avec ses parties molles a une longueur de 14 millimètres; elle est aussi large que longue. Le tronc possède 46 millimètres et la queue 50 millimètres de longueur. Les limbes caudaux, les palmures interdigitales ont disparu. Les branchies sont encore extérieurement visibles des deux côtés de la tête sous forme de petits moignons (A. fig. 40). L'opercule est en train de se fermer mais une large fente permet encore l'accès dans le pharynx.

A l'ouverture de la bouche, on constate entre les choanes un gonflement transversal de la muqueuse qui a l'aspect d'un

accent circonflexe concave en arrière dont chacune des branches passe derrière la choane correspondante; le sommet médian de l'accent se trouve un peu en avant de la ligne transversale joignant les pourtours antérieurs des orifices nasaux. Le long des branches on voit poindre des extrémités brunes de dents, sur trois rangées.

On enlève d'un seul bloc tout l'appareil fibro-muqueux vomérien du côté gauche au ras de la capsule nasale (B, fig. 40). En le disséquant sous le binoculaire, on découvre dans la région

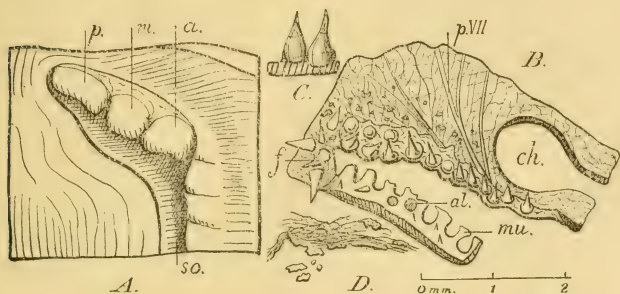


Fig. 40. — *Axolotl* n° 22, de 11 centimètres, à la fin de la métamorphose externe. A, Aspect de la région cervico-branchiale droite. B, Muqueuse vomérienne, languette osseuse dentée et dents isolées du côté gauche. C, Dents à socle fibreux. D, fragment de la membrane fibreuse prévomérienne avec grains et débris osseux. *a*, branchie antérieure; *al*, alvéole muqueuse d'une dent tombée; *ch*, choane; *f*, place des dents à socle entièrement fibreux; *m*, branchie moyenne; *mu*, muqueuse buccale; *p*, branchie postérieure; *p VII*, ramifications du nerf palatin de la VII^e paire; *so*, sillon operculaire.

moyenne et postérieure de la saillie une languette osseuse transversale de 3 mm. 4 de long, constituée par l'union de socles dentaires; effilée en pointe dans sa moitié externe où elle ne supporte qu'une rangée de dents, cette languette supporte en dedans, où elle est plus large, une double rangée de socles dentaires; seulement les dents de la rangée antérieure enlevées avec la muqueuse n'ont laissé sur l'os que leur base excavée. En tirant en arrière le bord postérieur de la saillie muqueuse (*mu*) on entraîne des dents de toutes dimensions, dont les plus petites sont les plus postérieures, et l'on dilacère les puits mu-

queux par lesquels les dents plantées sur la languette osseuse passaient leurs pointes ; on fait aussi tomber quelques dents isolées déjà hautes qui, en quittant la muqueuse, y laissent une alvéole (*al*). On n'aperçoit, par contre, aucune petite dent en avant de la plaquette osseuse et ce fait prouve que le développement de l'os s'effectue seulement en arrière, là où est localisé le foyer de néoformation dentaire.

Le vomer régresse en avant. Cette régression est attestée par la présence sous le chorion muqueux, de débris osseux, grains, paillettes, filaments, qui parsèment le plan fibreux profond situé en dedans et en avant de la choane. Un fragment de ce plan fibreux, grossi 40 fois, est figuré en D (fig. 40) : c'est un lacis de faisceaux conjonctifs, présentant de place en place de petites lamelles osseuses irrégulières, que des fibres traversent en tous sens de part en part.

Toutes les dents trouvées ont leur pointe dure d'ivoire et d'émail ; mais, par contre, aucune n'est complètement ossifiée de la pointe à la base ; en effet, même les dents implantées par leur base sur la languette osseuse vomérienne n'ont pas toute la hauteur de leur socle ossifiée ; elles ne sont pas rigides et peuvent être courbées ; la partie moyenne du socle n'est pas calcifiée. A côté de la languette osseuse, en dedans d'elle en particulier (*b*), se trouvent des dents hautes qui semblent complètement développées et dont cependant le socle est *entièrement fibreux* (C, fig. 40) ; elles ont l'air de petites poires ; leur base est souple, résistante, élastique, incrustée dans une petite cuvette du plan aponévrotique sous muqueux.

Il n'existe aucune trace de la plaquette dentée ptérygo-palatine, ni de la tige intermédiaire. L'aile ptérygoïdienne est au contraire persistante, mais amincie et échancrée du côté externe. Certes elle est tremanée ; mais elle ne présente nullement l'aspect d'os en dentelle que nous avons remarqué chez les Axolotls émaciés (fig. 38) et se rapproche beaucoup par sa forme de celle de l'animal suivant (fig. 41, D).

N° 23 (fig. 41). *Jeune Amblystome de 11 centimètres nouvellement métamorphosé*. — Les moignons branchiaux sont recouverts par un opercule cutané très mince facile à rompre ; aucune communication n'existe plus dans la région cervicale entre le

pharynx et l'extérieur. L'aspect est celui d'un Amblystome. Plus de palmures ni de limbes. Le museau étroit, anguleux en avant, présente des angles latéraux au sommet desquels s'ouvrent les narines. Les paupières sont en bourrelet et ne couvrent l'œil que d'une manière encore imparfaite. La tête large de 12 millimètres est longue de 12 mm. 5.

L'aspect de la voûte palatine est à peu près le même que

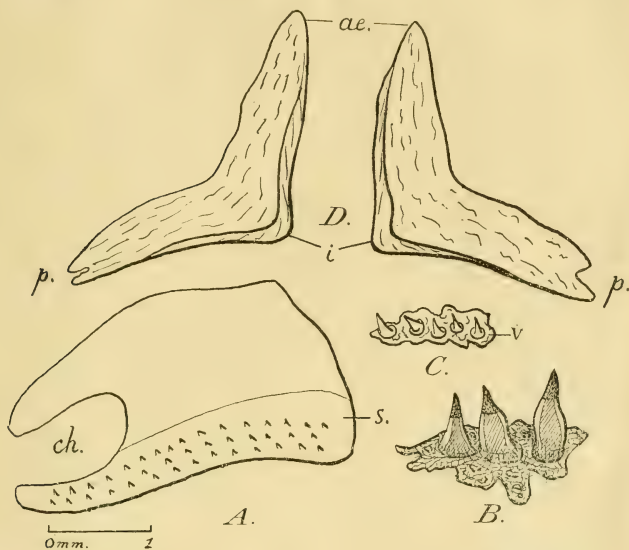


Fig 41. — *Axolotl* n° 23, de 11 centimètres, nouvellement métamorphosé.

A. Lambeau muqueux isolé de la région vomérienne; *ch.* place de la choane; *s.* saillie muqueuse transversale. B. Dents à socles entièrement fibreux de la 2^e rangée, implantées sur une membrane fibreuse. C. Plaquette vomérienne de 1 millimètre de long (*v*). D. Ptérygoïdes ostéo-fibreux; *ae.*, angle antéro-externe; *i.*, angle interne; *p.*, angle postérieur.

celui de l'animal précédent : les mêmes gonflements de la muqueuse s'aperçoivent (*s*) piquetés superficiellement de pointes dentaires brunes (A, fig. 41). On saisit mal par la dissection les limites du vomer en place. Les dents sont bien nettement alignées sur trois rangées au niveau du bord postérieur de la capsule nasale, mais elles ne sont pas cimentées par une tablette

osseuse ; en passant sous elles dans la profondeur une fine lame de scalpel et en détachant avec elles la lame fibreuse épaisse sur laquelle elles reposent, on voit que celle-ci se continue vers l'arc denté maxillaire, sans qu'on puisse exactement marquer ses limites ; le contour du fragment A est donc tracé d'une manière artificielle et approximative.

La régression osseuse est chez cet Amblystome poussée plus loin encore que chez le précédent et cependant il est plus avancé que lui dans le développement de la forme définitive. On ne rencontre dans la partie antérieure de la saillie vomérienne droite qu'une petite lamelle osseuse (C, fig. 41) d'origine dentaire, plus une série de dents isolées, à socles ossifiés à leur base. La deuxième rangée de dents a des socles entièrement fibreux implantés sur une aponévrose où l'on trouve quelques grains osseux (B, fig. 41). La rangée postérieure n'a pas de socle et les pointes n'arrivent pas toutes à la surface de la muqueuse. La petite lamelle osseuse se trouve au milieu de la saillie vomérienne ; elle n'a que 1 millimètre de long et porte 3 dents ; mais même ces dents réunies par leur base ont le haut du socle fibreux, non calcifié. Il n'existe pas de petites dents, de dents jeunes, en dehors de la rangée postérieure de la saillie muqueuse. Les boucliers vomériens ne sont pas encore constitués.

A la place de la plaquette dentée ptérygo-palatine qui a disparu complètement, on ne remarque pas, comme chez les Axolotls cachectiques (fig. 34, 37, 39), une aponévrose témoin ; os et faisceaux ligamenteux se sont évanouis du même coup ; il ne s'agit plus ici d'une simple raréfaction osseuse, mais d'une transformation anatomique réelle.

Les ailes ptérygoïdiennes sont très reconnaissables, faciles à limiter et à isoler (D, fig. 41) ; pourtant ce ne sont plus des os à proprement parler, mais plutôt des lamelles ostéo-fibreuses minces, transparentes et élastiques ; elles sont à la fois résistantes et flexibles. Leur aspect est celui d'un triangle à bord externe échancré. L'angle antérieur n'est pas seulement tourné en avant comme sur la figure, mais à 45° en dehors ; l'angle postérieur fissuré s'appuie sur la marge de l'articulation du suspenseur, où il est en rapport avec l'os carré. L'angle interne épais recouvre la région la plus interne du cartilage carré. Les bords

externe et postérieur sont minces ; l'interne, épais, se recourbe en haut et en dedans, comme chez la Salamandre, autour du ptérygoïde cartilagineux. Les faces ne sont plus planes, mais la dorsale est légèrement concave en haut et en dehors, non seulement à cause de la formation de la gouttière qui loge le ptérygoïde cartilagineux, mais encore parce que le ptérygoïde osseux s'applique de plus en plus sur la masse convexe des muscles masticateurs ; cette face dorsale de l'aile ptérygoïdienne, regarde davantage en dehors que chez la larve ; l'os forme maintenant sur le côté de la bouche une véritable *joue osseuse* qui protège les muscles adducteurs de la mâchoire inférieure contre la pression des aliments.

N° 24 (fig. 42 et 43). *Jeune Amblystome de 15 centimètres ayant acquis sa parure terrestre depuis trois semaines environ.* — Les branchies, recouvertes par l'opercule cutané qui ne laisse aucun passage vers le pharynx, ne sont plus extérieurement délimitées que par trois lignes foncées (A, fig. 42) qui descendent dans la fissure latéro-cervicale. Tête large de 13 mm. 5, longue de 14 millimètres. Paupières complètement formées.

Les saillies vomériennes dentées (s. B, fig. 42) ont à peu près le même aspect que chez les deux Amblystomes précédents. On ne trouve pas de bouclier vomérien mais seulement, sur tout le territoire agrandi du plancher nasal, une lame fibreuse épaisse dont les fibres présentent, surtout au voisinage de la saillie dentée, une incrustation de paillettes osseuses. Sous la saillie dentée qui présente 3 et même, en dedans, 4 rangées transversales de dents, on ne rencontre de plaquette osseuse qu'au niveau de la partie moyenne et antérieure ; ce sont donc les dents les plus anciennes qui présentent des socles osseux, et les socles osseux des dents moyennes de la rangée antérieure sont seuls confluent.

Si l'on examine à un grossissement de 40 diamètres les dents réunies par leur base (C, fig. 42), on reconnaît qu'elles ne sont pas rigides du haut en bas ; le cône de dentine (*d*) et la calotte d'émail brun (*e*) sont durs, le bas du socle est ossifié (*o*) et il existe des contreforts osseux qui montent sur le côté des socles, surtout entre les dents ; mais la partie élevée des socles (*f*) est fibreuse. Les points d'ossification de la dentine et du ciment

sont donc ici tout à fait distants. De plus la plaquette osseuse faite de la jonction des socles n'est pas rigide et cassante, mais légèrement malléable et flexible ; les socles osseux ne sont donc pas tous soudés par leurs bases et ne constituent pas un os unique, d'une seule venue ; cependant ils tiennent fortement à la lame fibreuse sous-jacente et sont solidement agglomérés entre eux par du tissu fibreux. Peut-être faut-il, pour que

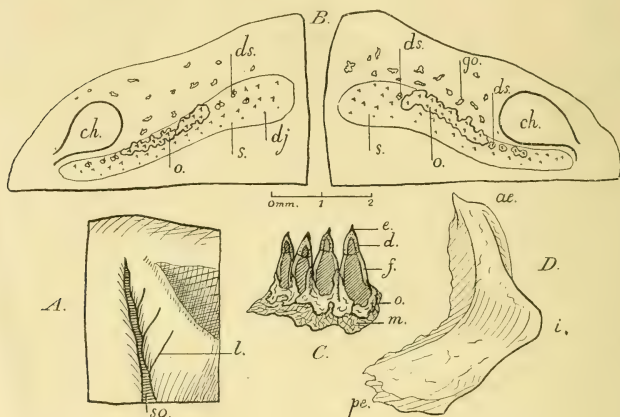


Fig. 42. — Jeune *Amblystome* de 15 centimètres n° 24. A. Région operculaire droite ; *l*, ligne foncée, dernière trace, sur l'opercule cutané, d'un pédicule branchial B. Lambeaux des régions vomériennes droite et gauche, enlevés au ras des capsules nasales et sur lesquels on a marqué schématiquement la saillie muqueuse (*s*), la position de la plaquette osseuse (*o*), la place des dents antérieures isolées à socle osseux (*ds*) et des dents postérieures jeunes (*dj*) ; *ch*, choane ; *go*, grains osseux ; *s*, saillie muqueuse. C. Dents de la plaquette osseuse ; *d*, dentine ; *e*, émail ; *f*, socle fibreux ; *m*, membrane fibreuse ; *o*, base osseuse du socle. D. Ptérygoïde droit ; *ae*, angle antéro-externe ; *i*, angle interne ; *p*, angle postéro-externe.

l'os soit définitivement constitué, qu'une ossification de la membrane fibreuse sous-jacente vienne consolider l'union fragile des socles dentaires ? Cette conception semble appuyée par la constatation que le bouclier vomérien n'est pas encore édifié et par le fait qu'aucune dent ne se rencontre pour le former, en avant de la saillie dentée.

Il y aurait ainsi deux processus combinés qui entreraient en jeu

dans la construction du vomer adulte, un processus de formation dentaire, tel que l'a exposé O. HERTWIG (1871) pour le développement du vomer chez la larve, et un processus d'ossification membraneuse qui édifierait à la fois le bouclier vomérien et le soubassement du territoire denté.

Ce n'est que rarement qu'on rencontre dans les dents plus jeunes de la 2^e rangée une ébauche de socle osseux ; en tout cas toutes les dents de cette rangée et des rangées postérieures, plus petites encore, s'enlèvent avec la muqueuse, de même que chez le n° 22 (B, fig. 40).

La palette dentée ptérygo-palatine a disparu sans laisser de trace ; il ne s'agit pas d'une décalcification simple, car comme chez les n°s 22 et 23, le substratum fibreux sur lequel elle reposait s'est résorbé.

Le ptérygoïde est un os plus épais et plus rigide que celui des jeunes Amblystomes précédents (D, fig. 42) ; cependant son aspect général n'est guère différent de celui du n° 23 (D, fig. 41) et il offre comme lui la figure d'un V largement ouvert en dehors ; mais les branches du V sont plus larges et plus puissantes ; la postérieure recouvre plus complètement la face ventrale du carré en débordant légèrement sur les faces voisines et la branche antérieure présente une gouttière longitudinale plus accusée pour loger la tige ptérygoïdienne cartilagineuse. La région interne des branches est épaisse tandis que le bord externe est fragile et crénelé. L'extrémité antérieure reste pointue tandis que l'extrémité postérieure s'est sensiblement élargie.

Une véritable articulation existe dans l'épaisseur du processus basal du carré entre le ptérygoïde et le parasphénoïde et le suspenseur est légèrement mobile sur le crâne comme chez la jeune Salamandre (n° 10).

La dissection profonde des appareils fibreux et cartilagineux placés sur la voûte palatine au-dessus des formations osseuses révèle, par rapport à la disposition constatée chez l'Axolotl (fig. 30, 31, 33, 39), des différences marquées. Le plancher nasal cartilagineux est devenu d'une minceur extrême dans les régions où il sera plus tard recouvert par le bouclier osseux vomérien ; il se produit à ce niveau, par suite de l'agrandissement et des modifications que subissent les capsules nasales, un remanie-

ment de tous les éléments qui constituent la paroi palatine. Ce remaniement paraît sur le point d'être terminé, mais il est bien évident que la feuille osseuse du vomer ne peut être édifiée qu'en harmonie avec les transformations en train de se réaliser et qu'en raison de ses caractères de rigidité et de fixité, elle doit être considérée comme une formation d'achèvement. Nous avons vu en effet combien son développement était retardé chez la Salamandre, comme il l'est ici chez l'Amblystome.

Le cartilage antorbital (fig. 43) s'est allongé en dehors et vient

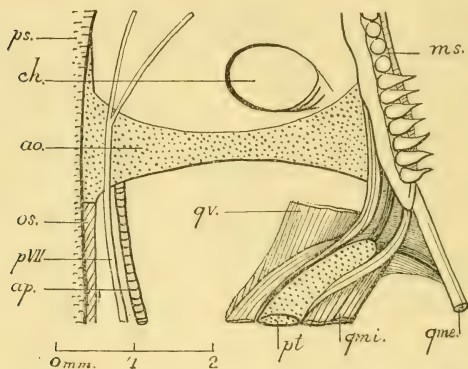


Fig. 43. — Région terminale antérieure du ptérygoïde cartilagineux chez le n° 24; vue ventrale; *ao.*, cartilage antorbital; *ap.*, artère palatine; *ch.*, choane; *ms.*, maxillaire supérieur; *os.*, orbitosphénoïde; *ps.*, parasphénoïde; *pt.*, ptérygoïde cartilagineux; *p VII*, nerf palatin de la VII^e paire; *qme.*, *qmi.*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne; *qv.*, ligament quadrato-vomérien sectionné.

se mettre en contact étroit avec le maxillaire; son extrémité libre qui avait l'aspect d'un pied chez l'Axolotl vieux (fig. 33) et qui, chez l'Axolotl réfractaire n° 21 (fig. 39), se raccordait par un lien fibreux avec le cartilage nasal, s'est développée en un éventail cartilagineux qui s'étale de la pointe du maxillaire à la face interne de son apophyse montante.

Le ptérygoïde cartilagineux (fig. 43), dirigé en dehors, s'est avancé vers la pointe du maxillaire, qu'il n'atteint pas. Cette évolution n'est pas spéciale au n° 24; elle a été constatée sur les

trois jeunes Amblystomes; mais chez les deux précédents l'extrémité de la tige cartilagineuse s'est montrée libre tandis que chez celui-ci elle se continue par deux petits faisceaux fibreux. Après avoir incisé longitudinalement le paquet de fibres ligamenteuses constituant le ligament quadrato-maxillaire interne on découvre le bout du ptérygoïde. Partant de son extrémité, deux liens fibreux vont, l'un à la face interne du maxillaire au-dessus du trottoir palatin, c'est-à-dire à l'endroit où finit le cartilage antorbital, l'autre à la face externe de la loge temporale, au-dessus du ligament quadrato-maxillaire externe, après avoir contourné la paroi antérieure de la loge. La disposition de ce dernier est semblable à celle du crochet cartilagineux de *Salamandra* (fig. 26) et de certains faisceaux ligamenteux que l'on rencontre chez les Axolotls âgés (fig. 33) ou simplement arrivés à la fin de leur développement larvaire (fig. 34, 39).

La régression osseuse n'est pas limitée aux os de la voûte palatine. Il en était de même chez les Axolotls « réfractaires » (fig. 39) profondément émaciés. Mais ici la décalcification se limite aux os qui se transforment ou subissent un allongement rapide. C'est ainsi que les maxillaires supérieurs, chez les trois sujets nos 22, 23 et 24, ont une pointe légèrement flexible et que le mur externe du processus dental, devenu souple et fibreux, se laisse déformer par la pince; de plus une ablation un peu brutale de la muqueuse suffit à arracher leurs dents dont le socle est fibreux. Le prémaxillaire est plus dur que le maxillaire, mais il présente une calcification incomplète, car ses dents peuvent être courbées sur leur socle par un instrument rigide.

Le maxillaire s'est allongé. Pourtant sa pointe ne dépasse guère le bord postérieur des choanes et du vomer et à première vue ne semble pas aller plus loin que chez l'Axolotl (fig. 30, 31, 32, 33). Mais il faut remarquer que la capsule nasale s'est beaucoup allongée et que, malgré cet allongement, le maxillaire l'encadre toujours en dehors.

D. — Les demi-Amblystomes branchiés.

Ces animaux ont été obtenus par la remise à l'eau d'Axolotls incités à la métamorphose par le procédé d'assèchement graduel

de MARIA VON CHAUVIN (1885) et déjà parvenus à une transformation presque complète de leur parure externe. Les limbes de la queue, les palmures interdigitales ont disparu; la peau lisse, tigrée de brun et de vert sur fond gris foncé, a pris sa couleur définitive; cependant les fentes branchiales ne sont pas fermées et les branchies persistent encore sous l'aspect de moignons dont le pourtour irrégulier marque quelques incisions. Les animaux replacés en pleine eau, fraîche (12° environ) et courante, juste au moment où ils sont devenus capables de vivre à l'air, s'y trouvent fort à l'aise, mangent abondamment, et prennent rapidement un aspect florissant. Ils respirent d'abord presque uniquement par la peau; car ils montent rarement à la surface de l'eau pour aspirer de l'air, mais bientôt sur les moignons branchiaux des houppes nouvelles de filaments se forment, et les animaux donnent alors à première vue l'impression d'Amblystomes qui auraient conservé les branchies des Axolotls. Ces demi-Amblystomes ne sont pas des organismes instables, mais au contraire *des êtres dont la forme est absolument fixée*; les os de la voûte palatine sont durs, rigides; les socles dentaires bien calcifiés ne fléchissent aucunement sous une pression et tous les autres caractères sont permanents. Les deux animaux dont nous décrivons le palais sont du reste presque identiques et le même traitement a provoqué chez eux, au même moment, l'arrêt des processus métaboliques. Ceux-ci suivent donc une marche régulière et s'effectuent dans un ordre précis. Nous avons vu que ce sont des changements de milieu qui ont déterminé le début et la fin des transformations; mais le mécanisme intime par lequel ces changements agissent n'a pas été élucidé. Cependant l'étendue de la transformation partielle peut être mesurée par les dimensions que présente le vomer à la voûte palatine. Cet os se développe tout en surface et il est facile de comparer sa forme et son étendue à celles du vomer chez un Amblystome parfait. Nous avons suivi les diverses phases du recul de la saillie dentée chez *Salamandra maculosa* et constaté sa disposition chez des Axolotls parvenus au terme de la métamorphose. Il est facile de reconnaître que le recul du bord postérieur denté du vomer n'est pas aussi prononcé chez les deux demi-Amblystomes décrits que chez les jeunes Amblystomes n^{os} 22, 23,

24 (fig. 40, 41, 42) et que la position du bord denté reste chez eux intermédiaire (fig. 44) entre celle qu'offre le vomer de l'*Axolotl* (fig. 31, 32) et celle de l'*Amblystome* parfait (fig. 46).

N° 25 (fig. 44 et 45). *Demi-Amblystome branchié* de 17 centimètres. — La tête a 20 millimètres de longueur et de largeur. La comparaison des voûtes palatines chez la larve et chez cet animal est facilitée par l'observation des figures 29 et 44. La

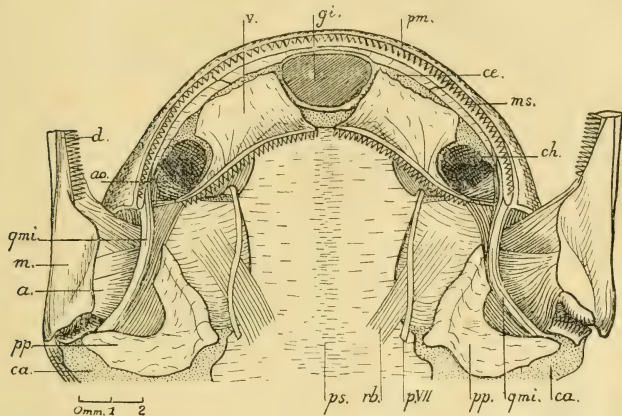


Fig. 44. — Voûte palatine du demi-Amblystome branchié n° 25, après ablation de la muqueuse ; *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ca*, cartilage carré ; *ch*, choane ; *d*, dentaire ; *gi*, glande intermaxillaire ; *m*, cartilage de Meckel ; *ms*, maxillaire supérieur ; *pm*, prémaxillaire ; *pp*, ptérygoïde osseux ; *ps*, parasphénoïde ; *p VII*, nerf palatin de la VII^e paire ; *qmi*, ligament quadrato-maxillaire interne ; *rb*, rétracteur du bulbe ; *v*, vomer.

première différence qui frappe les yeux est la disparition chez le demi-Amblystome du récessus labio-jugal et de la valvule qui ferme les coins de la bouche. La peau est maintenant appliquée sur l'arc denté externe dans toute la longueur de celui-ci, alors qu'elle ne l'était chez l'*Axolotl* que dans son tiers antérieur ; il n'y a pas de repli labial. Aux angles de la bouche, juste derrière la pointe du maxillaire supérieur, existe un enfoncement cutané très profond ; il entoure la partie terminale des

muscles adducteurs de la mâchoire inférieure et débordent en arrière, à la fois en dehors et en dedans, le bord antérieur de la saillie musculaire. La préparation de la figure 44 ne montre que la place de cette fosse cutanée qui a été enlevée; mais la figure 52 indique sa disposition chez *A. opacum*, disposition en tout semblable à celle qui existe chez *A. tigrinum*. Chez *Salamandra maculosa* l'enfoncement est antéro-externe seulement (fig. 22) tandis qu'il entoure ici en fer à cheval la moitié antérieure des muscles adducteurs: la raison en est que dans le premier genre l'arc maxillaire est plus long et se porte plus loin en dehors que dans le second, et qu'ainsi le bas de la loge temporale est placé, dans sa partie la plus antérieure, en dedans de la pointe maxillaire.

Les deux vomers (fig. 44) ont l'aspect de deux petits drapeaux, adossés par le sommet de la hampe sur la ligne médiane, tandis que le voile est déployé du côté de l'arc maxillaire. La hampe, nettement concave en dedans et en arrière porte une rangée de dents alignées. Chaque os forme un feuillet rigide et cassant ayant 3 millimètres dans le sens antéro-postérieur; sa face ventrale est concave du côté de la cavité buccale. Le bord denté, long de 5 millimètres porte 25 à 26 dents; il est oblique en arrière et en dehors; sa pointe externe passe derrière la choane; sa partie moyenne est dépassée en arrière par une lame, saillante au-dessus des dents, et qui semble le prolongement du feuillet osseux antérieur. Cette lame a l'aspect d'un soc de charrue à pointe tournée en arrière et en dehors (fig. 45); elle commence en dehors et court d'abord le long de la hampe en s'élargissant, puis présente une échancrure profonde concave en dehors dans laquelle passe le nerf palatin de la VII^e paire et finit en dedans par un bord légèrement convexe qui s'adosse au bord antéro-latéral correspondant du parasphénoïde; elle bute contre celui-ci quand on comprime transversalement la région nasale.

Le bord latéral du parasphénoïde (fig. 44) présente, à partir du carré, trois parties: l'une, légèrement concave en dehors, suit le trabécule crânien jusqu'au vomer; la seconde courte présente une concavité externe qui s'oppose à la lame du vomer que nous venons de décrire; la troisième enfin est de nouveau en retrait du côté de la ligne médiane, et se trouve séparée de la seconde

par un angle ; elle est en rapport avec un rebord de la face dorsale du vomer, placé à la limite des socles dentaires, et qui constitue pour cet os une nouvelle surface d'appui. On assiste ici au début de la superposition du parasphénoïde et du vomer, superposition qui devient plus étendue chez l'Amblystome (fig. 46 et 51).

La ligne de suture entre le parasphénoïde et le vomer n'est pas conformée de la même façon chez le demi-Amblystome et chez l'Amblystome ; chez celui-ci elle est presque droite (fig. 46)

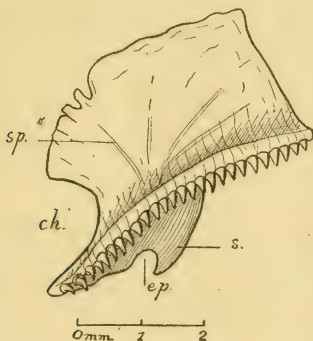


Fig. 45. — Vomer droit du n° 25 (voir fig. 4) vu par la face ventrale ; *ch*, place de la choane ; *ep*, échancrure par laquelle passe le nerf palatin de la VII^e paire ; *s*, boutoir en soc de charrue s'appuyant sur le parasphénoïde ; *sp*, sillons de la face dorsale vus par transparence où sont logées les ramifications du nerf palatin.

tandis que chez le premier elle présente un angle saillant en dehors.

Les bords internes des vomers sont à peu près rectilignes (fig. 44-45) et très obliques en avant et en dehors ; ils sont à peu près à angle droit l'un de l'autre et interceptent entre eux et les prémaxillaires un espace, le *carum internasale*, très large, qui contient la glande intermaxillaire (*gi*, fig. 44). Le bord antérieur n'est pas partout au contact de l'apophyse palatine des maxillaire et prémaxillaire ; il est convexe et ce n'est qu'au sommet de sa convexité qu'il touche le maxillaire ; il est séparé de l'arc denté externe, sur les autres points, par un ruban

fibreux. La partie postérieure du bord se sépare nettement du maxillaire et découvre le cartilage nasal en venant aboutir sur le pourtour antérieur de la choane. Le bord externe est échancré largement par celle-ci et se prolonge sur l'apophyse dentée qui circonscrit en arrière l'orifice nasal.

La tige dentée qui constitue la hampe du vomer ne forme pas toute la région postérieure de l'os ; celle-ci se divise, comme nous l'avons dit précédemment, en bord denté, inférieur, et boudoir d'appui contre le parasphénoïde, supérieur. On ne trouve sur le bord denté qu'une rangée de dents fonctionnelles adossées et soudées à la face dorsale ou postérieure d'une languette qui leur sert de soutien ; mais derrière cette rangée on rencontre dans la muqueuse une série de deux rangées de dents plus jeunes, dents de remplacement. La rangée des dents fonctionnelles et le mur osseux qui les soutient ne présentent pas seulement une concavité postéro-interne ; leur partie externe qui borde la choane esquisse une sinuosité en sens inverse, concordant avec le pourtour convexe de celle-ci. Les socles dentaires très allongés se disposent parallèlement les uns aux autres et finissent loin sur la face dorsale ainsi que le montre la figure 45. Le feuillet vomérien présente sur sa face dorsale un bouquet de quelques sillons qui partent de l'échancrure postérieure et qui contiennent les ramifications du nerf palatin de la VII^e paire.

Les dents sont implantées sur les maxillaire et prémaxillaire d'une manière aussi solide que sur les vomers ; en arrière des dents, soudées au mur externe du processus dental, on distingue deux et trois rangées de dents plus petites, enfouies pour la plupart dans la muqueuse. L'apophyse palatine du prémaxillaire est très réduite au niveau du *cavum internašale*.

Le ptérygoïde est la seule partie qui reste du ptérygo-palatin larvaire ; il a, grossièrement et à première vue, l'aspect d'un fer à cheval dont l'extrémité convexe est tournée vers le parasphénoïde tandis que les deux branches dirigées en dehors s'appliquent, l'antérieure à la paroi de la loge temporale, la postérieure à la face ventrale du quadratum ; la partie distale de cette dernière branche fait corps avec l'os carré d'origine enchondrale, situé près de la surface articulaire. L'ouverture du fer à cheval ptérygoïdien laisse voir le passage de fibres ligamenteuses exter-

nes puissantes et superficielles qui se rendent au maxillaire et à la pointe externe du vomer et, plus près de son fond, des fibres qui, passant au-dessus de la branche ptérygoïdienne antérieure, constituent plus particulièrement la paroi interne de la loge temporale.

Comme chez les jeunes Amblystomes décrits (nos 23 et 24), les ptérygoïdes, articulés avec les saillants latéraux du parasphénoïde dans la région basale du carré, s'inclinent à 45° sur la table parasphénoïdienne en se dirigeant en bas et en dehors et forment dans la partie la plus reculée de la bouche de véritables joues osseuses. De plus le ptérygoïde est convexe vers la cavité buccale et non seulement chacune de ses branches est concave en dehors, l'antérieure pour former la gouttière qui contient le ptérygoïde cartilagineux, la postérieure pour entourer la face ventrale du carré, mais les deux branches sont aussi légèrement rapprochées l'une de l'autre du côté extérieur, et la bande qui les réunit est légèrement convexe vers l'intérieur de la bouche.

Ainsi qu'il est connu, le cartilage carré se dirige de plus en plus en arrière à mesure que s'effectuent les processus de métamorphose. Par rapport à sa position chez l'*Axolotl* (fig. 30, 31, 32) la surface articulaire a reculé chez le demi-Amblystome ; l'axe du suspenseur a dépassé la ligne transversale et se dirige en dehors et en arrière (fig. 44), mais l'obliquité en arrière est ici beaucoup moins prononcée que chez l'Amblystome parfait (fig. 46). La mobilité du cartilage sur le crâne persiste depuis la métamorphose. *Il n'y a pas d'autostylie osseuse secondaire. Tous les éléments ostéo-fibreux anciens de l'appareil denté ptérygo-palatin ont disparu.* Le ptérygoïde cartilagineux se termine sans atteindre le maxillaire, au-dessus des trousseaux fibreux qui vont du carré à la mâchoire.

N° 25 bis (Pl. III, C). *Demi-Amblystome branchié mâle de 17 c. 8.* — Mêmes caractères que ceux du n° 25, sauf que le bord denté du vomer montre une ligne brisée, le tiers interne transversal étant raccordé aux deux tiers externes obliques par un angle de 135° environ.

N° 26. *Demi-Amblystome branchié de 13 cm. 5.* — Tête lon-

gue de 15 millimètres, large de 14 mm. 5. Bien que plus petit, cet animal est, au point de vue des processus de métamorphose qu'il a subis, un peu plus avancé que le précédent. Les bords dentés des vomers forment par rapport à ceux du précédent une arcade surbaissée dont le sommet ne dépasse pas la ligne transversale passant par les pourtours antérieurs des choanes ; ils portent 16 dents à gauche, 19 dents à droite. Les bords antérieurs des vomers sont sur tout leur parcours au contact direct avec les apophyses palatines de l'arc denté maxillaire. Les ptérygoïdes et tous les autres éléments sont disposés comme chez le n° 23.

E. — *Les Amblystomes parfaits.*

Je décris la voûte palatine de deux *A. tigrinum* et d'un *A. opacum*. On considère généralement que le bord denté du vomer est transversal dans la première espèce, légèrement oblique en arrière et en dedans dans la seconde. Je trouve conforme à la description classique l'état du vomer chez celle-ci, mais chez les *A. tigrinum* de ma collection, le bord postérieur de cet os n'atteint pas la ligne transversale et reste oblique en avant et en dedans. Après l'étude des demi-Amblystomes, qui nous montre la possibilité d'un arrêt d'extension du vomer au cours de la transformation, quand sous l'empire de circonstances de milieu celle-ci ne va pas jusqu'au bout, je me demande si sous la même apparence extérieure, les Amblystomes ne peuvent présenter, en rapport avec les conditions biologiques qui ont présidé à leur transformation, une série d'états constitutionnels allant de la demi-métamorphose à la métamorphose complète.

N° 27 (fig. 46 et 47). *Amblystoma tigrinum* femelle de 16 cm. 5 de long. — La tête a 18 millimètres de large au niveau des articulations des maxillaires inférieurs et une longueur de 18 mm. 5 ; le tronc a 7 cm. 2 environ et la queue, une longueur à peu près égale à celle du tronc, 7 cm. 5.

A. *Disposition générale des os.* — La dissection du palais (fig. 46) montre les os de l'arc denté interne transformés. Ils

ont modifié leurs rapports entre eux et avec les organes voisins. Deux os sont toujours présents, l'un en avant, l'autre en arrière; l'antérieur est un vomer; mais la partie palatine du ptérygo-

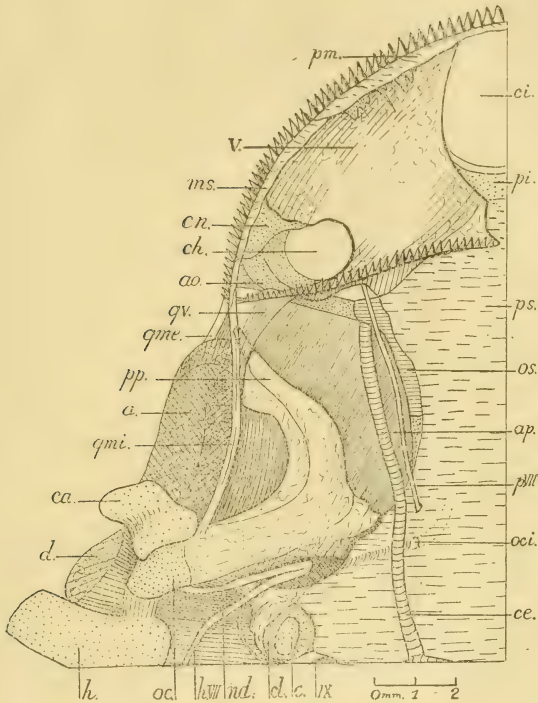


Fig. 46. — Voûte palatine du n° 27 (*Amblystoma tigrinum* définitif de 16 cm. 3 de long) après l'ablation de la muqueuse; *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure; *ap*, artère palatine; *ao*, cartilage antorbital; *c*, columelle; *ca*, cartilage carré (surface articulaire); *ce*, carotide externe; *ch*, choane; *ci*, çavum internasale; *cl*, partie cartilagineuse de la capsule labyrinthique; *cn*, cartilage nasal; *d*, muscle déprimeur, abaisseur de la mâchoire inférieure; *h*, cartilage cérato-hyal; *h VII*, nerf hyomandibulaire; *ms*, maxillaire supérieur; *nd*, nerf du muscle déprimeur; *oc*, os carré; *oci*, orifice de la carotide interne; *os*, orbito-sphénoïde; *pi*, plancher cartilagineux internasal; *pp*, ptérygoïde osseux; *ps*, parasphénoïde; *p VII*, nerf palatin du facial; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne; *v*, vomer.

palatin ayant disparu, l'os postérieur n'est plus qu'un ptérygoïde. Examinons d'abord leur position réciproque. Le vomer qui chez la larve n'est qu'une plaquette isolée sur le plancher nasal, amarrée seulement en arrière au ptérygo-palatin, remplit maintenant tout l'espace compris entre l'arc denté maxillaire et le parasphénoïde, sauf sur la ligne médiane au niveau du *carum internasale* (ci), où se trouve logée la glande intermaxillaire.

Le ptérygoïde tourne sa partie antérieure vers le maxillaire ; il s'en rapproche sans l'atteindre. Tandis que chez l'Axolotl (fig. 28 à 33) l'angle antérieur de l'aile ptérygoïdienne, prolongée par la palette palatine, se dirigeait vers la base du cartilage antorbital, chez l'Amblystome, la branche antérieure du ptérygoïde se dirige en avant et en dehors et fait avec la direction primitive de l'os un angle de 70° environ. Sans doute la partie distale du cartilage carré, à la face ventrale duquel reste appliquée la branche postérieure du ptérygoïde, a reculé de telle sorte que le suspenseur est orienté maintenant en arrière et en dehors et l'on doit penser que ce changement de direction est pour beaucoup dans celui de la branche ptérygoïdienne antérieure, mais l'examen de l'os prouve, en outre, qu'il s'est réellement modifié et que, comme le vomer, il s'est adapté à des circonstances nouvelles. L'organisation de la base du crâne chez l'adulte parfait consacre la *prévalence de l'arc denté maxillaire sur l'arc denté primitif* ; celui-ci perd son individualité et, après la disparition de quelques-unes de ses parties, dispose ses éléments remaniés et persistants vers l'arc externe.

B. *Etude spéciale des os.* — Examinons maintenant les caractères particuliers du vomer et du ptérygoïde ; nous verrons ensuite la disposition des éléments fibreux et cartilagineux qui leur sont annexés.

1° *Le vomer* (fig. 46). — Le vomer est une table osseuse, d'aspect irrégulièrement quadrilatère, courbé sur ses faces dorsale et ventrale, de manière à former une voûte concave du côté de la cavité buccale. Il est situé d'avant en arrière entre les apophyses palatines des prémaxillaire et maxillaire et le parasphénoïde et, dans le sens transversal, entre le *carum internasale* et l'ouverture de la choane. Sa plus grande largeur transversale est de 6 mm. 5 ; sa plus grande longueur, mesurée sur le bord interne en ligne droite, est de 4 mm. 5.

Son bord antérieur ou antéro-externe, curviligne, court derrière la mâchoire; il présente quelques échancrures qui laissent à découvert le cartilage nasal, mais s'appuie nettement par le reste de son trajet sur le trottoir palatin de l'arc maxillaire. C'est vers son milieu qu'est située la ligne de suture entre les deux os de la mâchoire supérieure.

Le bord postérieur porte les dents; celles-ci sont alignées en une seule rangée et vont sans interruption de l'extrémité interne à l'extrémité externe du vomer; leurs pointes sont dirigées en bas et en arrière; leurs socles longs et parallèles sont adossés et soudés par leur partie antérieure à un rempart osseux saillant en bas qui continue et termine la face ventrale concave de l'os. Au-dessus de la région moyenne de ce rempart et des dents qu'il porte, se trouve une lame triangulaire, saillante en arrière, qui vient se mettre au contact du parasphénoïde; c'est une lame suturale, une apophyse d'appui qui bute contre le parasphénoïde en cas de compression latérale de la tête. Le bord postérieur peut donc être considéré comme dédoublé en une région inférieure, le bord denté, et une région dorsale, l'apophyse triangulaire d'appui parasphénoïdien. Celle-ci correspond à la saillie, en soc de charrue, que nous avons décrite chez les demi-Amblystomes (fig. 44 et 45), saillie plus prononcée, plus apparente chez eux, parce que le bord denté, transporté moins loin en arrière, la laisse plus largement à découvert. On retrouve ici, de même que chez eux, en dehors de la saillie d'arrêt, une échancrure qui donne passage au nerf palatin de la VII^e paire et, plus loin, une lamelle sinueuse étroite qui va en s'amincissant jusqu'au bout externe et pointu du bord denté. Le bord postérieur, par ses sinuosités, peut être divisé en deux parties: l'une externe, formée des $\frac{2}{3}$ de la longueur, concave vers l'avant et bordant le pourtour postérieur de la choane, l'autre un peu plus longue, concave en arrière, et qui peut elle-même être divisée en deux régions suivant que les dents se trouvent au-dessous de l'apophyse d'appui contre le parasphénoïde, ou placées sur la languette triangulaire interne sous-jacente à cet os. Le parasphénoïde, en effet, dépasse en avant le bord postérieur du vomer en se superposant à lui et ne se termine qu'au delà de son angle interne.

Le bord denté est beaucoup plus transversal que celui des

semi-Amblystomes. Si par exemple on réunit par une ligne droite chez les différents sujets les extrémités des bords dentés et qu'on continue cette ligne jusqu'à l'axe médian longitudinal, on reconnaît que l'angle ouvert en arrière que fait la ligne avec cet axe est de 55° seulement chez le demi-Amblystome n° 25 tandis qu'il est de 80° environ chez l'Amblystome ici décrit.

En arrière des dents fonctionnelles soudées par leur socle au rempart vomérien postérieur se trouvent dans la muqueuse buccale deux rangées au moins de dents jeunes qui sont les dents de remplacement. Le bout interne du bord denté ne se prolonge pas tout à fait jusqu'à la ligne médiane et ne va pas jusqu'au contact de l'os opposé; le bout externe très pointu ne va pas non plus jusqu'au contact de la pointe maxillaire, mais lui est rattaché par un fort ligament. Du reste cette extrémité est presque enfouie dans les trousseaux ligamenteux qui, partis du carré, accompagnent le ligament quadrato-maxillaire interne et viennent s'attacher à son bord postérieur.

Le bord interne, oblique en dehors et en avant, présente deux incurvations concaves en dedans d'inégale longueur; la postérieure, très petite, découvre la région médiane antérieure du parasphénoïde; celle-ci est très étroite en raison de la longueur des pans coupés latéraux qui rétrécissent en avant la largeur de la table osseuse. La courbe antérieure du bord, beaucoup plus longue, encadre la glande intermaxillaire placée dans le *cavum internasale*. Entre celle-ci et le parasphénoïde se voit le bord antérieur du plancher cartilagineux internasal. L'ensemble des deux bords internes figure une sorte de calice à deux renflements superposés.

Le bord externe du vomer forme une grande échancrure qui encadre la choane en avant, en arrière et en dedans; quittant le maxillaire à mi-longueur de celui-ci, il aboutit à la choane au milieu de son pourtour antérieur et découvre ainsi entre celle-ci et le maxillaire un coin du plancher nasal cartilagineux; derrière la choane, il suit le rempart vomérien qui sert de support aux dents de l'apophyse externe.

Pour terminer la description du vomer j'ajouterai qu'il existe sur sa face ventrale concave une vallée assez profonde placée à la jonction du large bouclier et du rempart denté et que la face dorsale présente; 1° quelques sillons partant en gerbe de l'échan-

crure postérieure qui donne passage au nerf palatin et qui contiennent justement les rameaux de ce nerf ; 2° une arête saillante, située à la limite antérieure des socles dentaires internes, qui, au devant du butoir vomérien postérieur, continue le contact du vomer avec le parasphénoïde.

2° *Le ptérygoïde*. — Le ptérygoïde est un os en fer à cheval (fig. 46-47) dont les deux branches tournées en dehors sont réunies en dedans sous la base du cartilage carré. Sa longueur totale, mesurée au niveau de l'ouverture du fer à cheval, est de 6 mm. 5. Il est disposé de manière à présenter une face ven-

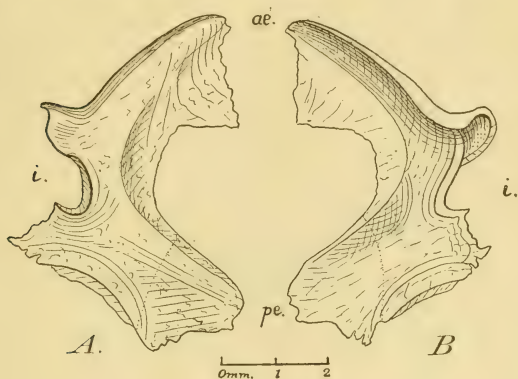


Fig. 47. — Ptérygoïde gauche isolé du n° 27 (Voir fig. 46). A. face ventrale ; B. face dorsale ; *ae.*, angle antéro-externe ; *i.*, région interne ; *pe.*, angle postéro-externe.

trale tournée du côté de la cavité buccale et une face dorsale appliquée en dehors sur la loge temporale. Son inclinaison vers le bas est plus grande que celle du ptérygo-palatin larvaire ; dans l'ensemble il fait un angle de 45° environ sur l'horizontale représentée par la table du parasphénoïde. L'aile ptérygoïdienne larvaire est plane (fig. 30, 31, 32) ; c'est à peine si son bord interne se recourbe pour envelopper le ptérygoïde cartilagineux ; chacune des deux branches du ptérygoïde définitif présente au contraire chez l'animal parfait une concavité dorsale marquée (fig. 47 B). La postérieure appliquée sur la face ven-

trale du carré, contourne sa face postérieure et vient au contact du squameux ; son tiers externe est soudé à l'os carré (fig. 46). L'antérieure présente le long de son bord interne une gouttière profonde, en demi-doigt de gant, qui loge le ptérygoïde cartilagineux. La région interne d'union des deux branches forme autour de la base du carré un demi-collier très épais qui enserre sa face ventrale et une partie de ses faces antérieure et postérieure. On voit (fig. 47) dans la partie des branches qui borde l'ouverture en fer à cheval un feuillet osseux plus mince, reste de la plage externe de l'aile ptérygoïdienne larvaire ; cette plage

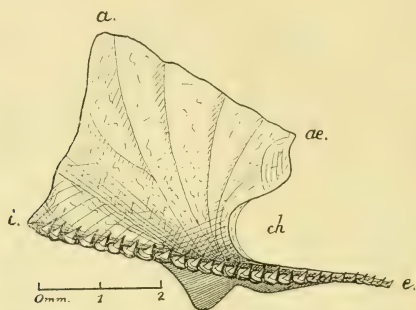


Fig. 48. — Vomer gauche du n° 28 (*Amblystoma tigrinum* définitif de 19 centimètres de long) posé à plat sur une surface horizontale et vu par la face ventrale; *a*, angle antérieur; *ae*, angle antéro-externe; *ch*, place de la choane; *e*, angle externe; *i*, angle interne.

montrait déjà chez la larve âgée une régression très nette (comparer la fig. 30 aux figures 31 et 32), régression qui s'accroît par l'effet des mauvaises conditions physiologiques (fig. 34-37). Pendant la métamorphose elle s'échancre davantage encore, mais d'une manière plus régulière, plus uniforme, jusqu'à ne plus former qu'un mince rebord dans la concavité du fer à cheval.

Un examen comparé des aspects que présente le ptérygoïde au cours de la métamorphose (fig. 41 et 42, D) et chez l'*Amblystome* (fig. 47) permet de constater les processus de remaniement dont il est le siège et l'ordre dans lequel ils se produisent. A la fin des phénomènes de transformation qui

changent l'habitus externe (fig. 41) la branche antérieure du ptérygoïde est encore dirigée en avant ; les deux branches du fer à cheval sont encore écartées au maximum ; elles forment un angle obtus de 110° environ. A ce moment la différence d'orientation entre le ptérygoïde osseux et le ptérygoïde cartilagineux est flagrante. En effet, comme les auteurs l'ont déjà signalé (WINSLOW, 1898) le ptérygoïde cartilagineux ne suit pas à la fin de son développement larvaire l'orientation en avant et en dedans du ptérygo-palatin osseux ; il se dégage en avant de l'aile ptérygoïdienne, il s'incline en dehors (fig. 32, 34, 39) ; il accentue avec la croissance cette orientation vers le maxillaire et au début de la métamorphose (fig. 43) contourne en avant la loge temporale ; mais à ce moment la branche antérieure du ptérygoïde osseux n'a pour ainsi dire pas encore modifié sa direction. Par contre, la métamorphose terminée, les deux branches du compas ptérygoïdien se sont rapprochées ; elles ne font plus entre elles qu'un angle de 80° environ. L'extrémité de la branche antérieure est de plus légèrement courbée en dehors pour s'appliquer plus intimement à la paroi de la loge temporale. Le déplacement de cette extrémité est mise en valeur par la comparaison des figures 30, 31, 32 d'une part qui permettent d'apprécier chez la larve d'*Amblystoma* l'intervalle qui sépare la tige ptérygo-palatine osseuse du ligament quadrato-maxillaire interne, et des figures 46 et 50 d'autre part, qui indiquent que l'extrémité du ptérygoïde osseux définitif est au contact de ce ligament. Il est encore souligné par les positions successives que prennent au cours du développement et de la métamorphose les ptérygoïdes osseux et cartilagineux ; en effet, l'extrémité de celui-ci est à la fin de la vie larvaire et pendant les premiers temps de la métamorphose (fig. 13, 32, 34 et 37), en dehors de la tige ptérygoïdienne osseuse, tandis qu'à la fin de la métamorphose (fig. 17, 46 et 50) elle se trouve au-dessus de sa partie interne ; les deux ptérygoïdes osseux et cartilagineux se croisent chez la larve ; ils deviennent parallèles dans leur région antérieure chez l'adulte parfait.

Le collier osseux ptérygoïdien interne qui enserre la base du cartilage carré vient en contact intime avec le parasphénoïde. Les mouvements légers de circumduction qui avaient été reconnus au cartilage carré pendant la métamorphose n'existent plus.

Il s'est produit une *autostylie osseuse secondaire* par rapprochement et soudure des os de revêtement en présence.

C. *Etude spéciale des éléments cartilagineux et fibreux.* L'étude des appareils cartilagineux et fibreux de la voûte palatine montre, comme celle de l'appareil osseux, que les processus de métamorphose ont eu pour effet de consolider l'arc denté maxillaire, en remaniant à son profit les dispositions larvaires. Le cartilage antorbital vient au contact du maxillaire en s'élargissant à son extrémité externe comme nous l'avons déjà vu chez l'Amblystome jeune (fig. 43), et par une expansion antéro-

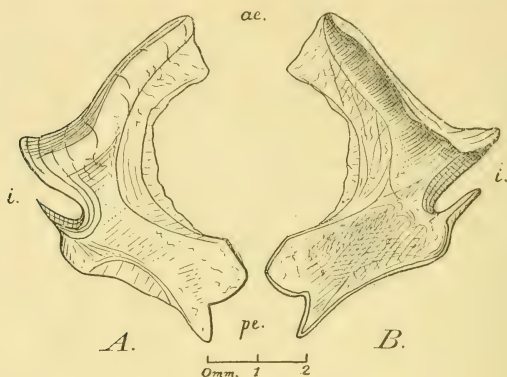


Fig. 49. — Ptérygoïde gauche du n° 28 (Voir fig. 48). A, face ventrale ; B, face dorsale ; *ae*, angle antéro-externe ; *i*, région interne ; *pe*, angle postéro-externe.

externe il se raccorde au plancher nasal en formant la paroi dorso-latérale de la choane (*ao*, fig. 46 et 51). Mais de plus le cartilage antorbital n'est plus transversal ; il se dirige maintenant en dehors et en avant. Cette orientation nouvelle semble signifier qu'il suit l'évolution de la capsule nasale et que celle-ci en s'étendant ne recule pas, mais porte au contraire le museau en avant. Le fait est confirmé par l'augmentation de la distance qui sépare la base du cartilage antorbital des prémaxillaires. (Comparer les fig. 32 et 46). L'attache interne du cartilage antorbital s'est du reste modifiée ; elle ne se fait plus au ras du parasphénoïde, sur le trabécule, mais sur une apophyse

de l'orbito sphénoïde, saillante en dehors, qui porte le cartilage comme sur un piédestal (fig. 46 et 51).

La tige cartilagineuse ptérygoïdienne ne présente pas du côté de la pointe maxillaire d'autres rapports que ceux que nous avons déjà décrits chez l'Amblystome jeune (fig. 43). Elle finit très tôt sa croissance ; son extrémité se termine souvent libre-

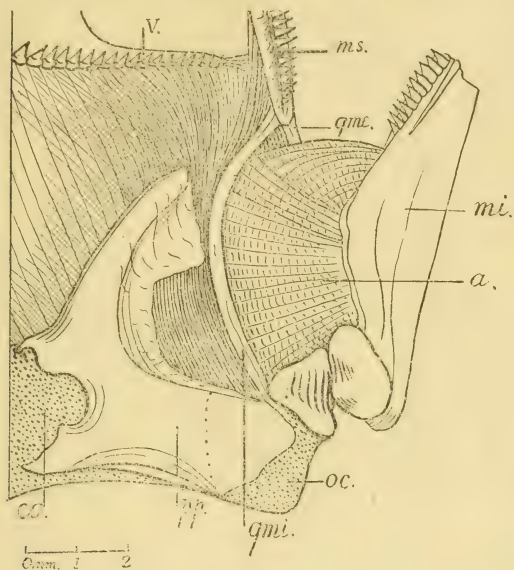


Fig. 50. — Région ptérygoïdienne de la voûte palatine du n° 28 (voir fig. 48 et 49) vue par la face ventrale ; *a.*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure ; *ca.*, cartilage cairé ; *mi.*, mâchoire inférieure ; *ms.*, maxillaire supérieur ; *pp.*, ptérygoïde osseux ; *qmc.*, *qmi.*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne ; *v.*, vomer.

ment dans la paroi antérieure de la loge temporale sans atteindre le maxillaire (fig. 46 et 50) et présente parfois quelques liens fibreux sans grande solidité que l'on peut suivre vers l'insertion du cartilage antorbital au maxillaire et vers la paroi externe de la loge temporale. Nous avons vu précédemment combien le remaniement de l'extrémité antérieure du ptérygoïde osseux

et son transport en dehors étaient tardifs eu égard à la précocité des dispositions prises par le ptérygoïde cartilagineux.

Aucun élément fibreux de la membrane ptérygo-palatine dont la tige ptérygoïdienne et la palette dentée représentent une ossification localisée, ni du ligament allant du bord interne du ptérygoïde cartilagineux à la base du cartilage antorbital en doublant la lamelle osseuse, ne peut être retrouvé. Toutes les parties de l'appareil ptérygo-palatin qui passaient en diagonale au-dessous de la fosse orbitale ont disparu. *Le bord interne du ptérygoïde marque maintenant une limite précise entre les parties orbitaire et masticatrice de la fosse orbito-temporale.*

C'est du côté externe, maxillaire, que sont reportés les ligaments. Les cordes quadrato-maxillaires interne et externe qui limitent en bas la loge temporale sont remarquablement solides et puissantes ; l'externe est nettement renforcée. Dans l'ouverture du fer à cheval ptérygoïdien la paroi temporale interne se montre composée de faisceaux conjonctifs épais (fig. 46, 50). L'ouverture même est fermée par la corde quadrato-maxillaire interne. Celle-ci ne va pas seulement jusqu'à la pointe du maxillaire, mais s'insère en dedans d'elle sur l'apophyse palatine de cet os. Ces faisceaux palatins recouvrent l'attache au maxillaire du cartilage antorbital (fig. 50). Au-dessus d'eux d'autres faisceaux quadrato-vomériens vont s'insérer en se dirigeant en dedans à l'apophyse dentée post-choanale du vomer (fig. 46, 50, 51), déjà fixée au maxillaire par un ligament transversal.

N° 28 (fig. 48, 49, 50, 51 et Pl. III D). *Amblystoma tigrinum* mâle de 19 c. — La queue a 9 cm. 5 de long. La tête a 19 millimètres de large et 20 millimètres de long. L'architecture de la voûte palatine ne diffère que par quelques détails de celle de l'animal précédent. Les figures en donnent une idée assez complète pour qu'il soit inutile de faire un long exposé ; elles ont du reste déjà servi à compléter la description du n° 27.

Le vomer a un bord postérieur denté presque transversal ; il fait avec la ligne médiane un angle, ouvert en arrière, de 85° environ (fig. 51) Isolé (fig. 48 et comparé au vomer d'un demi-Amblystome branchié, il montre une extension du bord denté beaucoup plus étendue en arrière par rapport au bord interne de la choane, en même temps qu'un développement

plus grand de l'apophyse post-choanale. Celle-ci mise à part, le bouclier vomérien est aussi large que long tandis que celui du demi-Amblystome est nettement plus développé en largeur qu'en longueur. On remarque aussi que l'apophyse d'appui sur le parasphénoïde, continuation de la face dorsale au delà du

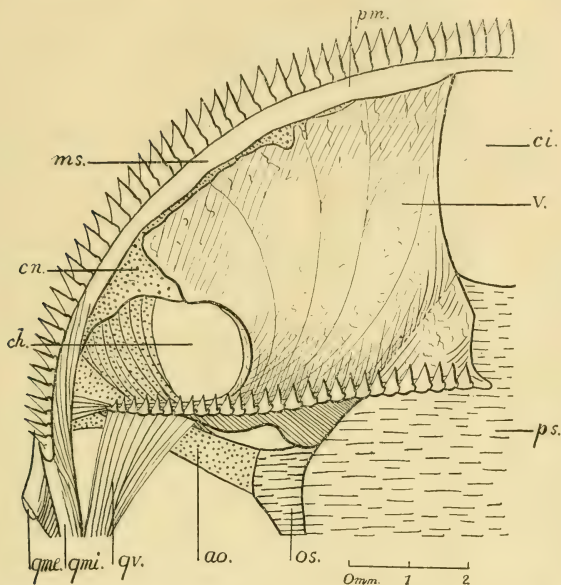


Fig. 51. — Région vomérienne de la voûte palatine du n° 28 (Voir fig. 48, 49, 50) vue par la face ventrale : *ao*, cartilage antéorbital ; *ch*, choane ; *ci*, cavum internasale ; *cn*, cartilage nasal ; *ms*, maxillaire supérieur ; *os*, orbito-sphénoïde ; *pm*, prémaxillaire ; *ps*, parasphénoïde ; *qme*, *qmi*, ligaments quadrato-maxillaires externe, interne ; *qv*, ligament quadrato-vomérien ; *v*, vomer.

bord denté est naturellement moins apparente et moins longue chez l'Amblystome que chez le demi-Amblystome, parce que le bord denté du premier a reculé davantage ; elle présente de plus une ligne d'appui légèrement concave en dedans (fig. 48 et 51) tandis qu'elle est convexe chez le demi-Amblystome. L'angle du bord latéral du parasphénoïde est arrondi au

lieu d'être angulaire et la partie antérieure ou « vomérienne » de ce bord est presque rectiligne au lieu de présenter un saillant en dehors (fig. 44). On peut penser que, dans ces conditions, une pression faite sur le devant du museau risque de luxer le vomer en arrière ; il n'en est rien ; car le vomer est retenu en arrière par l'apophyse, saillante en dehors, de l'orbito-sphénoïde, qui donne insertion au cartilage antorbital.

Les ptérygoïdes (fig. 49 et 50) ont à peu près la même forme que ceux du n° 27. Un trait pointillé sur la figure 50 limite la partie dorsale de la branche postérieure qui est confondue, dans la profondeur, avec l'os carré d'origine enchondrale. Les appareils ligamenteux et cartilagineux ne présentent rien de particulier.

N° 29 (fig. 52). *Amblystoma punctatum* adulte de 137 millimètres de long. — La tête a 12 mm. 5 de largeur et 13 millimètres de longueur ; le tronc a 49 mm. 5 et la queue 75 millimètres de long. La dissection de la voûte palatine révèle deux faits importants :

1° *Le vomer est d'une seule pièce.* Il n'est pas composé de deux fragments comme le dit WIEDERSHEIM (1877, p. 163). Le bord denté postérieur présente bien derrière la choane une région non dentée, de 1 millimètre de longueur environ, mais on n'y voit, même après éclaircissement du vomer dans une lessive de potasse, aucune trace de soudure entre l'apophyse dentée et le reste du bouclier vomérien. Il n'est donc pas justifié de considérer celle-ci comme représentant le palatin.

2° *Le ptérygoïde cartilagineux court manifestement le long de l'apophyse palatine du maxillaire vers l'insertion maxillaire du cartilage antorbital.* WIEDERSHEIM décrit un ptérygoïde cartilagineux long mais qui n'atteint pas le maxillaire (fig. 76 et 77, Pl. XXIII). Les deux cartilages ne s'unissent pas ici comme chez *Ranodon* par un pont de même substance mais ils sont liés manifestement par un tractus ligamenteux. Celui-ci est visible sur la figure 52 ; mais il a été rendu plus apparent qu'il ne l'est dans sa disposition réelle par l'isolement, à distance de l'apophyse palatine, des parties cartilagineuses et fibreuse. Pour mettre à découvert la tige ptérygoïdienne, j'ai reséqué toutes les fibres superficielles du ligament quadrato-maxillaire interne, tant

celles qui vont à la pointe de la mâchoire que celles qui s'insèrent à son processus palatin, et le trousseau fibreux quadrato-vomérien qui se rend à l'apophyse dentée post-choanale du

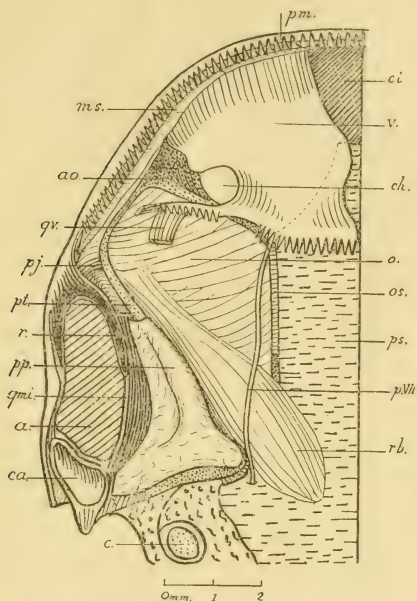


Fig. 52. — Voute palatine du n°29 (*Amblystoma opacum* adulte de 13 cm. 7 de long), du côté droit, vue par la face ventrale; *a*, muscles adducteurs de la mâchoire inférieure; *ao*, cartilage antorbital; *c*, columelle; *ca*, os carré (surface articulaire); *ci*, cavum internasale; *ch*, choane; *ms*, maxillaire supérieur; *o*, aponévrose sous-orbitaire; *os*, orbito-sphénoïde; *pj*, fibres ptérygo-jugales; *pm*, prémaxillaire; *pp*, ptérygoïde osseux; *pt*, ptérygoïde cartilagineux; *ps*, parasphénoïde; *p VII*, nerf palatin du facial; *gmi*, ligament quadrato-maxillaire interne; *qv*, ligament quadrato-vomérien sectionné; *r*, récessus eutané temporal; *rb*, muscle rétracteur du bulbe oculaire; *v*, vomer.

vomer. J'ai mis ainsi à nu les fibres les plus profondes du ligament qui composent la paroi antérieure de la loge temporale et j'ai observé que du ptérygoïde cartilagineux, au niveau de la pointe du maxillaire, à l'endroit où, cessant d'être appliqué

sur l'aponévrose prétemporale, il forme un coude saillant, partent aussi quelques fibres ptérygo-jugales (*pj*) qui se dirigent en dehors sur un plan plus élevé que la mâchoire et vont renforcer l'aponévrose temporale externe. L'analogie de position de ces fibres avec le crochet cartilagineux de *Salamandra maculosa* est complète. Ainsi donc nous trouvons ici la confirmation que deux voies sont ouvertes chez les *Salamandridae* à l'extension du ptérygoïde cartilagineux : 1° la voie *juxta-maxillaire* qui le mène à la rencontre du cartilage antorbital et 2° la voie *circumtemporale* qui le conduit à la face externe des muscles adducteurs de la mâchoire inférieure.

La loge temporale circonscrite à sa partie inférieure par la boutonnière quadrato-maxillaire ne contient pas seulement les muscles adducteurs mais encore, au devant d'eux, un recessus cutané très profond, figuré sur la préparation (fig. 32) ; la peau est adhérente aux muscles ; elle pénètre dans la loge quand la bouche est fermée, elle en sort en faisant disparaître le recessus quand la bouche est ouverte. On voit sur la figure que, dans le premier état, la fosse cutanée entoure de chaque côté la saillie musculaire, dans sa moitié antérieure.

Le vomer et le ptérygoïde osseux ont un aspect général différent de celui d'*A. tigrinum* ; ils ont été déjà décrits par WIEDERSHEIM. En l'absence de documents personnels sur leur disposition larvaire et leurs modifications pendant la métamorphose je n'entreprendrai pas de donner leur description, mon but étant surtout de suivre l'évolution de la voûte palatine au cours du développement. Je signalerai cependant, en terminant, que le suspenseur est absolument immobile chez cet animal adulte, comme chez la *Salamandra maculosa* âgée n° 11, comme chez les Amblystomes définitifs, par suite de la coaptation et de la soudure des os qui entourent le cartilage carré et son attache à la boîte crânienne.

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Après avoir exposé les faits j'entreprends ici de les utiliser pour l'éclaircissement ou la solution de quelques problèmes d'Anatomie comparée, d'évolution ontogénique et de phylogénie. Des observations précédentes je tire les arguments qui mettent en valeur les résultats et soutiennent les conclusions. Cette seconde partie est divisée en dix chapitres dont chacun traite une question précise, que les documents recueillis éclaireront d'un jour nouveau.

I. — L'arc denté interne de la voûte palatine chez les larves de Salamandridæ n'est formé que de deux os : le vomer et le ptérygo-palatin.

La présence de trois os, nommés vomer, palatin, ptérygoïde à la voûte palatine des larves de *Salamandridæ*, en dehors de la métamorphose, est un *cas pathologique* (voir nos 18 à 22, p. 346 à 355). Les larves normales en bonne santé, qui n'ont subi au cours de leur développement aucune crise de jeûne ou de maladie (fig. 30, 31, 32), possèdent un ptérygo-palatin d'une seule pièce. Les Axolotls émaciés, tels ceux, par exemple, qui meurent naturellement au cours d'un élevage, présentent au contraire, par suite d'une *régression osseuse*, une fragmentation du ptérygo-palatin (fig. 34 à 39).

La régression des os sous l'influence d'un état de misère physiologique est un phénomène banal. Ce qui l'est moins, c'est de constater, dans le cas particulier du ptérygo-palatin, que cette régression aboutit à la division de l'os ; et pourtant le résultat est fort naturel puisqu'il s'agit d'une pièce osseuse mince et étroite. Mais ce qui surprend avec raison, c'est de voir l'unanimité avec lequel les plus éminents anatomistes et embryologistes, FRIEDREICH et GEGENBAUR (1848), O. HERTWIG (1874), WIEDERSHEIM (1877), PARKER (1877) et tous les auteurs classiques ont décrit et figuré trois os à l'arc denté interne des Urodèles.

Une conclusion générale doit être tirée de ce fait en ce qui concerne la méthode à employer dans les recherches anatomiques. *Avant de comparer entre eux des groupes différents d'animaux, il convient de s'assurer qu'on possède pour chaque espèce la structure qui correspond à l'état physiologique normal.* C'est une vérité aujourd'hui reconnue qu'il n'est pas possible de se désintéresser du mode de vivre des êtres dont on entreprend justement de décrire l'anatomie ; mais savoir leurs mœurs, sans les observer en vie, est absolument insuffisant. On ne doit pas seulement être au courant de l'éthologie générale de l'espèce considérée ; il importe encore de connaître les antécédents particuliers de l'animal qu'on étudie. Il en est de l'anatomie macroscopique comme de l'histologie ; si l'on désire établir une correspondance entre l'état des organes et leur fonctionnement, si l'on veut surtout éviter de confondre les types morbides avec le type normal, il faut être informé des conditions de vie et de mort du spécimen examiné. L'anatomiste doit être un biologiste.

II. — Le palatin n'existe pas chez les Salamandridæ à l'état parfait

Cette assertion est conforme à l'opinion de CUVIER (1837) basée sur l'étude de *Salamandra maculosa* ; mais cet auteur n'avait pas observé l'état larvaire, ni suivi les modifications de l'arc denté primitif au cours de la métamorphose. Les auteurs allemands et anglais qui, comme nous l'avons vu au chapitre précédent, ont décrit chez la larve un palatin séparé, se sont pour la plupart, abstenus de suivre les processus de transformation. Quelques-uns (O. HERTWIG, PARKER) en ont observé le début ; ils ont constaté qu'à ce moment le ptérygo-palatin est divisé en deux parties, un palatin et un ptérygoïde ; mais n'ayant pas poussé plus loin leurs investigations, ils n'ont pas vu que cette séparation n'était que la première étape de la disparition complète du palatin. Imbus de l'idée théorique qu'ils devaient le retrouver chez l'adulte ils se sont ingénies, comme les autres anatomistes qui n'avaient rien observé des processus métaboliques, à le joindre au vomer et à lui donner, suivant les groupes, des positions diverses.

La conclusion qui se dégage nettement de l'étude de la métamorphose chez *Salamandra maculosa* (fig. 3 à 26) et chez *Amblystoma tigrinum* (fig. 40, 41, 42) est que la région antérieure dentée du ptérygo-palatin larvaire disparaît en totalité et que, par conséquent, le vomer de l'adulte ne peut être considéré comme un voméro-palatin. L'examen des vomers isolés de la forme parfaite chez *Salamandra maculosa* (fig. 23), chez *Amblystoma punctatum* (fig. 32) et chez *Amblystoma tigrinum* (fig. 46, 48, 51) ne m'a jamais permis de voir dans la continuité de l'os la trace d'une suture ou d'une soudure, malgré les affirmations d'O. HERTWIG (1874, Pl. I, fig. 23, 24, 36) et de WIEDERSHEIM (1877, fig. 72, Pl. XXIII) pour la première espèce, de WIEDERSHEIM (1877, p. 463, fig. 77) pour la seconde, de PARKER (1877, Pl. XXIV, fig. 6) pour la troisième. J'ai seulement observé, en les extirpant, qu'ils étaient fragiles et présentaient un lieu de moindre résistance au niveau des apophyses dentées ; or c'est justement l'extrémité de celles-ci qui a été regardée comme palatin.

Il n'est pas douteux que le palatin soit représenté dans la pièce ptérygo-palatine unique de la larve et même celle-ci, eu égard à son développement, mériterait mieux le nom de palatoptérygoïde que celui qu'on lui donne habituellement ; elle naît en effet comme un palatin derrière le vomer et ne s'adjoint qu'ensuite une queue ptérygoïdienne. D'ailleurs la série des os qui, chez les Poissons, constitue la partie palatine du palato-carré, à laquelle correspond l'arc interne denté des Urodèles, comporte un palatin distinct. Mais la voûte palatine des *Salamandridæ* adultes n'est pas bâtie suivant la même architecture que celle de la larve. L'arc denté primitif perd au temps de la métamorphose son individualité ; il se fragmente et ses éléments ne viennent plus qu'au second plan, chez la forme terrestre, dans la constitution de la mâchoire supérieure. L'arc maxillaire devient prévalent et les pièces transformées de l'arc primitif, orientées en dehors, lui sont en quelque sorte subordonnées.

Un chapitre spécial (IV) est consacré à la manière dont le palatin disparaît pendant la métamorphose ; j'y renvoie le lecteur. Un autre (chapitre V) traite de l'édification du vomer nouveau. On y verra que les débris du palatin remanié ne peuvent

même pas être considérés comme se joignant au vomer pour constituer un os unique construit avec des matériaux venus de deux sources différentes ; car le palatin est résorbé, ses dents tombent et ne s'incorporent pas au feuillet osseux en formation, qui est lui-même en état perpétuel de rénovation. On peut affirmer que rien ne reste du vomer larvaire et que tout le vomer adulte est bâti *de novo*. Le palatin ne participe pas à son développement, ou s'il le fait, ce n'est que d'une façon absolument indirecte, par la reprise dans le sang de substances utiles à l'édification d'une pièce osseuse quelconque.

Un court aperçu de la structure des voûtes palatines chez les Amphibiens est utile pour essayer de comprendre la signification et le rôle du palatin, ou du moins de l'os qu'on appelle palatin, chez les Anoures et les Gymnophiones, et faire apprécier les causes de sa présence ou de son absence dans l'architecture crânienne. Le palatin des Anoures, des Gymnophiones et d'un certain nombre de Stégocéphales est un os transversal passant derrière la choane, étendu du parasphénoïde en dedans, au maxillaire supérieur en dehors. Il sert manifestement de contrefort à celui-ci et l'aide à résister aux pressions latérales qui s'exercent à sa surface externe. Ce rôle de soutien est particulièrement efficace chez les Anoures où le vomer adulte est à l'état d'îlot denté sur le plancher nasal, loin du contact des maxillaires. *Chez les Urodèles, le vomer est constitué de telle sorte qu'il remplace le palatin.* Appuyé sur le parasphénoïde et même sur l'orbitosphénoïde en dedans (fig. 22, 31 et 32), sur les processus palatins des prémaxillaire et maxillaire en dehors, il a l'aspect d'un large bouclier qui s'intercale entre ces os et les maintient dans leur position réciproque. Il s'étend en arrière autour de la choane, qu'il encadre de tous côtés, sauf du côté externe chez *Amblystoma* (fig. 31 et 32), sauf du côté postérieur chez *Salamandra* (fig. 22). De plus, son bord postérieur se trouve placé au-dessous du cartilage antorbital le long duquel chez les Anoures le palatin est disposé. Il sert ainsi d'arc-boutant au maxillaire et empêche les déformations du museau en cas de compression transversale.

Il fait plus encore. Par l'extension en avant de son bouclier le long des légères sinuosités du processus prémaxillaire et par la disposition spéciale de son apophyse postérieure d'appui

contre le parasphénoïde (fig. 22 et 46) et l'orbitosphénoïde (fig. 51), il s'oppose aux pressions et résiste aux chocs portés sur le devant de la tête ; il contribue ainsi largement à la consolidation de la base du crâne. Tandis que les Anoures, sans bouclier vomérien, appuient les extrémités des maxillaires supérieurs sur le massif postérieur de la tête par l'intermédiaire des quadrato-jugaux et des ptérygoïdes, les Urodèles, sans quadrato-jugaux, et sans contact des ptérygoïdes avec les maxillaires, supportent les pressions antérieures grâce à la présence de larges vomers qui transmettent ces pressions à la table parasphénoïdienne médiane. Quant aux déplacements des maxillaires en avant par traction, les cordes ligamenteuses quadrato-maxillaires interne et externe, qui entourent la loge temporale (fig. 22 et 46) et sont situées dans la position même des quadrato-jugaux et des ptérygoïdes des Anoures, s'y opposent avec autant d'efficacité que ces os eux-mêmes.

Le vomer des Urodèles adultes ne remplace donc pas seulement le palatin dans son rôle d'arc-boutant transverse postchoanal, il permet encore à la tête de résister aux pressions antérieures sans être soutenue par des massifs latéraux puissants. Enfin il remplit encore une troisième fonction : celle de protéger la capsule cartilagineuse du plancher nasal contre le heurt des proies saisies.

Les Urodèles sont les seuls Vertébrés qui manquent de palatin ; mais nous voyons que l'absence de cette pièce osseuse ne peut, au point de vue de l'architecture cranienne, être considérée isolément ; elle est liée à une conformation générale de la tête, connue depuis longtemps et que j'ai précédemment mise en relief (WINTREBERT, 1910) pour prouver que ces animaux ne peuvent avoir pour ancêtres les Protритons.

L'idée de retrouver, après le bouleversement considérable opéré par la métamorphose, le palatin larvaire longitudinal tourné en dehors à angle droit « like a railway signal » (PARKER, 1877, p. 566) semble aujourd'hui puérile et cependant, la plupart des auteurs modernes ne sont pas éloignés de croire que le palatin de l'arc denté interne des Poissons et des larves d'Urodèles est l'homologue de celui qui chez les autres Vertébrés est disposé transversalement. Ce qui a contribué à accréditer cette idée, c'est l'opinion qu'ont eu jusqu'à présent les

anatomistes sur la valeur et la signification de l'arcade latérale cartilagineuse du crâne chez les Anoures. Ils ont jugé qu'elle représentait chez les Amphibiens un état primitif, probablement réalisé chez les Stégocéphales et d'où était dérivé par régression le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles. Dans cette conception, le cartilage antéorbitaire n'est plus que la partie transversale antérieure de jonction qui ramène l'arcade, déviée en dehors, vers la région ethmoïdale médiane et en conséquence le palatin parallèle, à ce cartilage, fait ainsi toujours partie de l'anse ptérygo-palatine primitive. Nous verrons plus loin qu'il y a lieu de considérer comme aberrante la disposition de cette arcade chez les Anoures et la raison pour laquelle le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles ne suit pas la direction de l'arc ptérygo-palatin osseux. Nous verrons que celui-ci doit être considéré comme représentant vraiment la région palatine du palato-carré des Poissons. Pour l'instant je désire attirer l'attention sur les caractères qui distinguent le palatin transversal des Vertébrés terrestres du palatin longitudinal des Poissons, et sur le danger qu'il y a à continuer d'appeler d'un même nom ces deux formations. D'ailleurs une révision générale des dénominations anciennes des os de la base du crâne s'impose si l'on veut établir entre les groupes des comparaisons rigoureuses. A mon avis, le palatin transversal appliqué sur le cartilage antéorbital et le palatin longitudinal des Poissons et des larves d'Urodèles n'ont de commun que le nom et ce nom, donné par des auteurs qui n'avaient à leur disposition que peu de renseignements sur l'évolution ontogénique et jugeaient surtout d'après la conformation de l'adulte, signifie seulement une certaine analogie de situation des deux os dans une même région de la base du crâne.

La plupart des savants pensent encore aujourd'hui que la place du palatin est marquée entre le ptérygoïde et le vomer ; ainsi GOODRICH (in SOLLAS, 1920, p. 507) consulté sur la signification d'un os trouvé chez *Lysorophus tricarinatus* (fig. 20, 31 B et 32, SOLLAS), placé transversalement entre l'orbito-sphénoïde et le maxillaire et qui est supposé être un palatin, répond qu'il est possible de considérer la partie postérieure du vomer comme le palatin. Cette suggestion me paraît la conséquence de l'idée acceptée jusqu'ici par tous les anatomistes que le palatin fait corps avec le vomer dans la forme définitive des Urodèles.

L'auteur ajoute qu'il serait possible de considérer l'os en question comme un transverse. Mais pourquoi ne serait-il pas un palatin, non dans le sens d'un palatin larvaire, intermédiaire au ptérygoïde et au vomer et faisant partie intégrante de l'arc denté interne, mais d'un palatin d'adulte semblable à celui des Anoures, transversal et tout à fait différent, comme origine, du précédent ?

L'idée de la nécessité pour un palatin d'être placé entre le ptérygoïde et le vomer ressort encore de ces lignes de SOLLAS (p. 507) : The additional information afforded by sections renders possible another interpretation by which the palatine nature of the bone is retained, for its base is found to occupy its proper place as the middle member of the pterygoïde vomer series ». La même confusion est faite par cet auteur entre le palatin larvaire, qui chez les Urodèles actuels fait partie du ptérygo-palatin, et le palatin transversal de l'adulte définitif. Les caractères que l'on peut assigner à celui-ci sont : 1° d'être placé en contact intime avec le cartilage antorbital et, comme celui-ci, d'être étendu transversalement entre l'orbito-sphénoïde, ossification enchondrale du trabécule cranien, et le maxillaire supérieur (fig. 43) ; 2° d'être situé dans le sens antéro-postérieur derrière la choane. Or ces caractères sont ceux de l'os en litige chez *Lysorophus*. En effet, d'après la figure 31 B, il n'est pas sur le même plan que le ptérygoïde et le vomer, mais au-dessus d'eux, superposé au ptérygoïde et par conséquent en rapport en dedans avec l'orbito-sphénoïde ; en outre, il présente une échancrure antérieure, de courbe arrondie, disposée comme pour circonserire le pourtour postérieur de la choane, ainsi qu'on le voit sur le palatin d'*Ichthyophis glutinosus*. Le transverse s'il existait serait placé plus en arrière et n'aurait pas de rapport avec la choane.

Ce qui facilite la confusion entre le palatin larvaire « inter-voméro-ptérygoïdien » et le palatin « antorbital » c'est que l'extrémité interne de ce dernier est justement placée au-dessus de l'endroit où chez la larve des Urodèles se trouve l'interstice entre le vomer et le ptérygo-palatin (fig. 4, 31, 32) et où finit chez l'adulte (fig. 22, fig. 46) la partie postérieure du bouclier vomérien, de sorte qu'il est aisé d'imaginer que tout en gardant ses rapports internes le palatin larvaire s'est orienté vers

le maxillaire. Seulement l'histoire de la métamorphose nous montre que, chez les Urodèles actuels, le palatin larvaire s'évanouit et qu'aucune formation osseuse nouvelle ne s'établit autour du cartilage antorbital. Il ne paraît pas en être de même chez *Lysorophus* ; il possède un « palatin » ; mais les caractères de cet os post-choanal semblent assez nets pour qu'on le différencie nettement du palatin larvaire et qu'on lui attribue la dénomination de palatin antorbital ou plus simplement d'*os antorbital*.

Une autre remarque doit être faite. Il se peut que les deux « palatins » existent en même temps chez *Lysorophus*. Le vrai palatin serait alors fusionné avec le ptérygoïde comme chez les larves d'Urodèles. Certains faits militent en faveur de cette hypothèse : 1° L'os appelé ptérygoïde est à peine distant du parasphénoïde (fig. 32 de SOLLAS) ; il se dirige en tout cas en avant et en dedans et s'applique nettement sur lui à son extrémité ; il s'y trouve en contact avec le vomer. 2° Le vomer n'a pas le caractère d'un os d'Urodèle définitif ; son bouclier vomérien est peu étendu et surtout ne vient pas au contact du maxillaire ; il ressemble à un vomer de vieil Axolotl (fig. 32), placé au contact du parasphénoïde en dedans, à distance du maxillaire en dehors et portant ses dents sur le bord externe ; il en est différent en ce que son bord interne vient au contact du bord interne de l'os opposé, au devant d'un parasphénoïde plus court et surtout moins large en avant que chez *Amblystoma*. La disposition du vomer me semble très caractéristique. *Lysorophus* aurait donc à la fois un arc denté interne ressemblant à celui des larves d'Urodèles et un os antéorbital. Rien ne démontrerait mieux la nécessité d'une distinction entre les deux os appelés palatins.

Si l'animal est considéré comme un fouisseur de vase, la présence d'un os antéorbital se comprend ; car en l'absence d'un vomer étalé entre l'arc maxillaire et le parasphénoïde, comme chez les Urodèles parfaits, cet os soutient avec efficacité la pointe libre du maxillaire quand la tête est comprimée latéralement.

III. — Les changements d'aspect de l'arc voméro-ptérygo-palatin larvaire suivant l'âge.

A. *Chez l'Axolotl.* — Les vomers et les palettes dentées des ptérygo-palatins, d'origine dentaire (O. HERTWIG, 1874), sont d'abord plantées de dents sur toute leur surface (fig. 27 et 28) ; puis ils présentent une localisation des dents sur une partie seulement de leur étendue. La diminution de la région dentée s'opère dans le sens transversal et non dans le sens longitudinal, de sorte qu'à la fin de la vie larvaire, lorsqu'il n'existe plus qu'une rangée de dents, celles-ci sont alignées en direction antéro-postérieure et tiennent encore toute la longueur des lamelles osseuses. A quel moment commence la limitation du nombre des dents fonctionnelles ? Ce moment vient plus tôt pour la plaquette ptérygo-palatine (n° 4, fig. 29 et 30, Axolotl de 6 mois long de 9 centimètres et n° 4 bis, Axolotl de 8 centimètres) que pour le vomer. La réduction du nombre des dents qui restent implantées sur l'os par leur socle osseux se fait par étapes progressives ; les dents se placent sur trois rangs, puis sur deux et enfin sur un seul rang. C'est le bord interne des os qui se dégarnit le plus vite ; il est libéré d'une manière plus précoce et plus rapide pour le ptérygo-palatin que pour le vomer ; mais tandis que sur le premier les dents se rassemblent sur le bord externe (fig. 30 et 31), les dents du second se placent au milieu de la lamelle osseuse (fig. 31, Axolotl de 17 centimètres de long) ; ce n'est qu'à un âge fort avancé (n° 6, Axolotl de 22 centimètres, fig. 32) qu'on les voit reléguées à leur tour sur le bord externe. Le vomer possède alors l'aspect allongé et triangulaire de la lame d'une faux ; son bord externe épais, saillant du côté de la cavité buccale, forme un rempart auquel s'adossent et se soudent les parties latérales externes des socles dentaires. Sur la palette ptérygo-palatine, un mur semblable soutient en dehors l'unique rangée des dents. Les dents distribuées sur un seul rang sont beaucoup plus longues que n'étaient, à un stade moins avancé, les dents nombreuses implantées sur plusieurs rangs ; leurs pointes arrivent à peu près au même niveau horizontal que les pointes des dents maxillaires. Les

dents de remplacement, plus petites, sont placées dans la muqueuse à la partie interne des dents fonctionnelles.

Il est intéressant de constater que chez les vieux Axolotls les plages osseuses dépourvues de dents sont internes par rapport à la rangée dentaire, et cela malgré la présence des dents de remplacement de ce même côté de la plage osseuse libre. Cette observation est d'autant plus importante à retenir qu'au moment de la métamorphose le vomer nouveau se construit par la réunion de socles dentaires à son bord interne, tandis que les dents tombent en dehors laissant libre et inoccupé un large trottoir osseux du côté du maxillaire.

B. *Chez la larve de Salamandre.* — Cette larve n'est pas néoténique ; aussi l'évolution de croissance des os de l'arc denté interne est-elle poussée moins loin que chez l'Axolotl. Le vomer et la palette dentée du ptérygoïde présentent encore, au seuil de la métamorphose (fig. 4) plusieurs rangées de dents ; de plus, les plages osseuses libres sont fort restreintes, surtout sur le vomer, où elles ne forment encore qu'une marge étroite autour des dents centrales, au seuil de la métamorphose. Cependant aussitôt que celle-ci a commencé, l'aspect change et O. HERTWIG (1874) a nettement vu que les dents tombent du côté externe où elles laissent à nu une plaquette osseuse comme le montre la figure 6, tandis qu'elles se multiplient en dedans, où elles construisent un nouvel os.

IV. — La disparition de la tige et de la palette dentée ptérygo-palatines au début de la métamorphose.

La désagrégation des régions antérieure et moyenne du ptérygo-palatin (fig. 4) est, avec le remaniement du vomer (Voir V) le phénomène le plus précoce et le plus caractéristique de la transformation (fig. 6, 8, 10, 13). La régression osseuse s'effectue rapidement. Elle est déjà terminée chez *Salamandra maculosa* (fig. 10), quand les changements externes ne sont encore réalisés qu'à moitié. Ses phases sont schématiquement représentées sur la figure 33, en même temps que les transformations des organes voisins. Elle atteint simultanément la palette et la tige, qui d'abord se rétrécissent et deviennent plus minces. La lamelle interne, dépourvue de dents, est rongée en premier

lieu; ses bords deviennent anfractueux. La partie externe plus épaisse, qui porte les dents, résiste davantage, mais les dents tombent bientôt et l'aiguille restante du bord externe se délite à son tour. La tige moyenne, devenue grêle (fig. 6, 8 et 10) se sépare de l'aile ptérygoïdienne et se fragmente souvent en plusieurs morceaux avant de disparaître.

On ne rencontre dans le territoire palatin aucune ébauche de dent nouvelle. Leur absence fait contraste avec la présence de dents jeunes à la partie postéro-interne du vomer (fig. 6). Mais le vomer étant très voisin, la question se pose de savoir si les dents palatines ne passent pas dans la saillie muqueuse vomérienne, si elles n'y acquièrent pas une nouvelle vigueur pour être finalement incorporées au vomer. Il n'en est rien (V. p. 295).

Les dents vomériennes que l'on trouve au contact de la palette ptérygo-palatine en régression sont toutes jeunes; leur socle n'est pas encore formé. D'autre part les dents palatines tombent hors de la muqueuse avant la disparition de la palette elle-même. On ne peut donc considérer en aucune façon qu'il y ait reprise par le vomer de débris persistants du palatin. L'idée d'une fusion des deux os larvaires pour l'établissement d'un voméro-palatin d'une seule pièce, sur lequel on ne pourrait plus distinguer exactement les deux parties constituantes, doit être abandonnée; *a fortiori* doit-on laisser de côté celle d'un rapprochement des deux lamelles osseuses dont on pourrait chez l'adulte reconnaître encore la limite, ainsi que l'ont admis O. HERTWIG, WIEDERSHEIM et PARKER. Rien ne reste du palatin, ni même du vomer anciens. En effet, comme nous allons le voir, même si les dents palatines se joignaient aux premières dents nouvelles de la saillie vomérienne, elles ne formeraient pas encore le vomer définitif; car la plaquette dentée vomérienne subit chez la Salamandre, par exemple (comparer la fig. 3 aux fig. 13, 19 et 22), en émigrant vers la ligne médiane, un perpétuel remaniement et avant l'arrivée du bord denté à sa place définitive, il y a longtemps que les dents palatines larvaires comme les dents vomériennes contemporaines du début de la métamorphose, auraient disparu.

Ainsi le vomer de l'adulte est constitué tout entier de matériaux nouveaux et le palatin ne prend pas plus de part à sa formation que n'importe quelle substance nutritive fournie par le reste de l'organisme.

V. — Le mode d'édification du vomer adulte au cours de la métamorphose

Dans l'étude des processus par lesquels se transforme la voûte palatine les résultats les plus intéressants sont fournis par l'étude du vomer; car son remaniement est à la fois plus étendu et plus facile à suivre que celui du ptérygoïde, isolé de sa partie palatine. C'est un os d'origine dentaire (O. HERTWIG, 1874). Par suite de sa position superficielle et de son origine, toutes les modifications qu'il présente affectent la muqueuse; celle-ci se gonfle, se tuméfie et marque par une saillie la place du remaniement dentaire. La saillie formée est bien localisée et correspond exactement au vomer sous-jacent, ainsi que le prouvent les dissections. Par la simple ouverture de la bouche, pratiquée de jour en jour sur le même animal vivant, on peut donc suivre les modifications de lieu et l'extension de la saillie muqueuse et connaître ainsi la marche des changements qui atteignent la partie dentée du vomer.

J'ai décrit et figuré chez *Salamandra maculosa* la suite de ces changements (fig. 5, 7, 11, 15, 19) et j'ai établi les relations de la muqueuse tuméfiée avec les dents qu'elle contient et l'os sous-jacent en formation (fig. 6, 8, 10, 12, 16, 20). J'ai procédé de même pour *Amblystoma tigrinum*; mais je n'ai assisté chez cette espèce qu'aux derniers stades de la transformation (fig. 40, 41, 42). La figure 53 montre la chronologie des événements qui se passent au niveau de la voûte palatine et donne les rapports des organes à chaque étape de la métamorphose. Voici les résultats auxquels j'ai abouti. Il y a lieu de considérer dans la formation du vomer deux processus :

1° le déplacement du bord denté et de la plaquette osseuse qui résulte de l'union des socles dentaires;

2° l'édification définitive de l'os en tant que pièce osseuse complète possédant à la fois une région dentée et une lame dépourvue de dent, lame très étendue qui est le bouclier vomérien.

Fait important, ces deux processus ne sont pas simultanés; il se succèdent dans le temps au point qu'ils peuvent marquer le moment de la métamorphose. Il y a donc intérêt à prendre

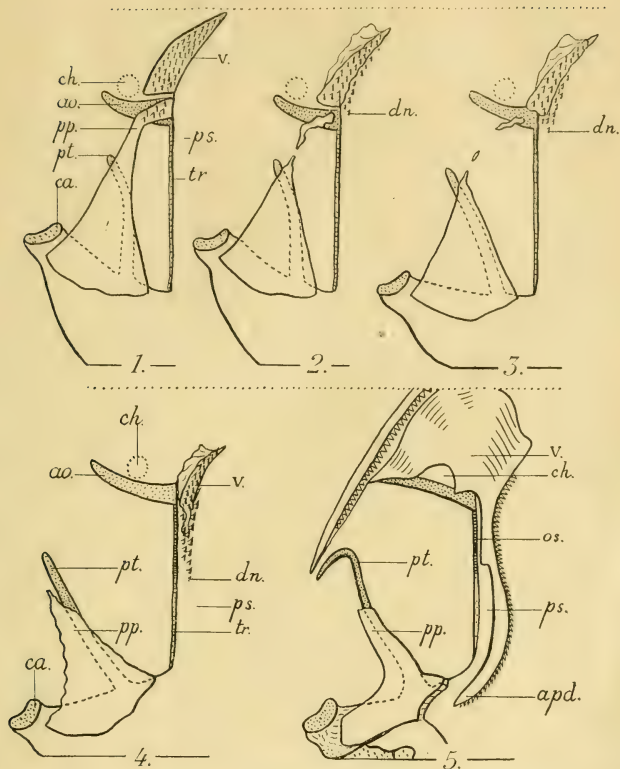


Fig. 53. — Diagramme de l'évolution de l'appareil voméro-ptérygo palatin, du carré et du cartilage antorbitale, au cours de la métamorphose de *Salamandra maculosa*, Laur. (Vue ventrale de la voûte palatine du côté droit) : 1^o à la fin de la période larvaire (voir la description du n^o 4) ; 2^o au début de la métamorphose (n^o 5) ; 3^o au milieu des transformations externes (n^o 6) ; 4^o à la fin de la métamorphose externe (n^o 9) ; 5^o après la métamorphose (n^o 10, forme parfaite jeune). — La ligne transversale pointillée marque l'extrémité antérieure du vomer larvaire avant la métamorphose. La ligne pleine transversale sectionne le carré, sur chaque dessin, à distance égale de sa jonction antérieure au trabécule crânien ; ao, cartilage antorbitale ; apd, apophyse dentée du vomer adulte ; ca, cartilage carré ; ch, choane ; dn, dent vomérienne de nouvelle formation ; ms, maxillaire supérieur ; os, orbito-sphénoïde ; pp, ptérygo-palatin ; ps, parasphénoïde ; pt, ptérygoïde cartilagineux ; tr, trabécule crânienne.

chacun d'eux comme phénomène caractéristique d'une étape et à diviser la période de transformation en deux parties : 1° le *stade de migration du bord denté*; 2° le *stade d'ossification générale définitive*.

A. *Stade de migration du bord denté*. — Ce stade est contemporain des changements de rapport qui ont lieu entre le vomer et les organes voisins et des phénomènes de remaniement qui affectent ceux-ci; il coexiste avec les modifications de la capsule nasale. Il est facile de comprendre que le temps de ces remaniements profonds ne peut être pour le vomer qu'une *période de préparation*; mais le mode de cette préparation est tout à fait particulier. En effet, si d'un lot de Salamandres ayant commencé au même moment leur transformation on distrait chaque jour un spécimen pour suivre la marche des événements, on s'aperçoit que la saillie muqueuse, placée d'abord comme le vomer de la larve (fig. 3) près de la choane et du bourrelet muqueux de l'arc maxillaire, se porte en dedans et s'étend progressivement en arrière. On constate sur le bord interne de la saillie la présence de dents nombreuses qui montrent leur pointe brune et l'on ne remarque de dents en aucun autre endroit; la série des figures 3, 7, 9, 11, 13, 19 permet de suivre le déplacement graduel et le changement d'aspect du gonflement muqueux. La dissection de la muqueuse permet de dénombrer toutes les dents, les plus jeunes qui ne pointent pas encore à la surface et les plus âgées qui sont apparentes à l'extérieur, et de noter leur position réciproque; toujours les premières sont situées dans la partie la plus avancée de la saillie muqueuse, c'est-à-dire à son côté interne et postérieur, tandis que les secondes se trouvent vers l'avant et plus près du centre de la tuméfaction. C'est à ce niveau que l'on découvre la plaquette vomérienne constituée par les socles unis des dents les plus développées (fig. 6, 8, 10, 12, 16, 20). La migration de la saillie vomérienne continue jusqu'à ce que le bord denté soit arrivé à la place qu'il occupe chez l'adulte.

Chez *Amblystoma tigrinum*, la comparaison des figures 41, A et 42, B, avec les figures 29, 31 et 32, montrent le chemin parcouru par le foyer muqueux de néoformation dentaire.

La plaquette vomérienne croît en dimension dans le sens de la migration de la saillie muqueuse, c'est-à-dire sur son côté

interne et postérieur, par apposition et soudure de socles dentaires nouveaux et se désagrège au même moment sur sa partie antérieure et externe par la chute des dents les plus vieilles et le délitement de leurs socles unis. Le début de ce processus a été vu par O. Hertwig chez *Salamandra maculosa*. S'étendant ainsi d'un côté, diminuant de l'autre, la lamelle vomérienne est le siège d'un renouvellement constant de matériaux. La durée des dents est courte, le cycle de leur vie est bref ; aussi la lamelle osseuse reste-t-elle toujours petite. Elle est particulièrement étroite chez *Amblystoma tigrinum* (fig. 40, 41, 42).

On se rend compte aisément que le transport de l'appareil vomérien n'est qu'une apparence ; la plaquette osseuse en effet n'est jamais la même à des moments différents de la transformation et malgré qu'elle puisse garder longtemps des dimensions et une forme semblables, elle se trouve en réalité, à chaque changement de situation, composée de parties nouvelles. Les dents apparaissent isolément, grandissent, s'adjoignent un socle de ciment, se réunissent entre elles et se soudent à la lamelle osseuse en l'allongeant de leur côté ; puis elles dégèrent et tombent ; leurs socles se décalcifient et le piédestal osseux formé de leur jonction s'évanouit à son tour ; mais toutes les modifications successives d'une dent s'effectuent sur place et c'est le processus même de foisonnement dentaire qui s'étend ; plus loin des dents jeunes effectuent un cycle identique et bâtiront une nouvelle lame osseuse transitoire. Ce qui est remarquable, c'est que les dents naissent dans un sens seulement et justement dans la direction voulue pour l'édification future de l'apophyse dentée. En sens opposé on rencontre parfois dans la muqueuse de vieilles dents luxées et l'on constate entre la muqueuse et la lame aponévrotique sous-jacente, et semble-t-il dans l'épaisseur même de celle-ci, de petits débris osseux, grains, paillettes, petits fragments de lamelle, qui paraissent provenir de la désagrégation de la plaquette vomérienne (fig. 40 B et D, fig. 42 B).

La topographie des éléments qui composent l'appareil vomérien en transformation peut s'établir ainsi (fig. 20). Dans la saillie muqueuse (*b*) dont les limites sont marquées par un pointillé on peut définir plusieurs régions ; sa partie postérieure, la plus étroite, la dernière née, ne montre encore à la dissection

aucune trace de dents ; son extrémité même n'est qu'un boursofflement superficiel sans aucune participation du tissu sous-muqueux ; mais en avant on remarque l'apparition d'un sousbassement fibreux (*mf*) qui s'étend, au delà, à tout le territoire de néoformation dentaire. Les dents naissent un peu plus avant que l'extrémité postérieure de cette membrane fibreuse ; elles sont placées particulièrement sur le bord interne du gonflement muqueux (fig. 19) et croissent en hauteur à mesure qu'on se rapproche de sa base antérieure où se trouve la plaquette vomérienne. Celle-ci qui résulte de leur fusion comprend elle-même deux territoires, l'un interne, dentaire, où les dents peuvent être implantées sur 2 et 3 rangées, l'autre externe, dépourvu de dents, siège d'une régression qui découpe ses bords (fig. 20 B) et le perce de trous (fig. 10 et 20 B). On voit parfois assez nettement sur la région qui avoisine les dents en place, la trace des dents tombées ; les bases de leurs socles restent visibles sous l'aspect de petites cuvettes cratériformes à bords surélevés (fig. 16).

En raison de la marche très régulière des processus de foisonnement dentaire dans un sens connu et déterminé il est possible d'apprécier, chez un animal donné, à quelle phase du stade de « migration du bord denté » il est parvenu ; il suffit de connaître l'endroit du vomer larvaire et la place que doit occuper l'apophyse dentée de l'adulte pour mesurer à peu près exactement, grâce au trajet déjà parcouru et le chemin qui reste à parcourir, le degré de transformation auquel la voûte palatine est arrivée.

Si l'on cherche à établir une correspondance chronologique entre les phénomènes de remaniement vomérien et les phénomènes extérieurs, on voit que l'animal a pris la parure adulte avant que le stade de « migration » soit terminé ; ainsi la figure 14 indique que *Salamandra maculosa* n° 8, à part la persistance de résidus branchiaux, présente un aspect terrestre, caractérisé par l'éclat des taches jaunes et les saillies glanduleuses de la peau, alors que la voûte palatine (fig. 13) n'est encore qu'à moitié de sa transformation ; quand les branchies ne sont plus qu'à l'état de petits moignons, l'extrémité des saillies vomériennes n'a pas encore atteint en arrière sa place définitive (fig. 18 et 19). Le retard de la transformation vomérienne sur le change-

ment de l'habitus extérieur est encore bien plus prononcé chez *Amblystoma tigrinum*, comme le montre la figure 42, où l'on voit (A) l'opercule branchial fermé, les branchies disparues, alors que le gonflement muqueux n'a pas atteint sa position transversale définitive et qu'il ne contient encore qu'une lamelle osseuse extrêmement exigüe. On peut donc assurer que la fin du stade de « migration vomérienne » est postérieure à la fin de la métamorphose externe.

La régularité avec laquelle recule le bord denté, en correspondance avec les phénomènes de transformation externe et l'état général de l'animal est mise en valeur par son arrêt en cours de route chez les Amblystomes remis à l'eau à la fin de la métamorphose externe et chez qui, par ce procédé, on a fait cesser les processus de métamorphose (fig. 41 et 45).

B. *Stade d'ossification définitive.* — Après que les changements externes se sont accomplis, le vomer, dont le bord denté est arrivé à sa place définitive, n'est encore constitué que par la réunion de quelques socles dentaires (fig. 40, 41, 42) ; mais dans toute la région où il va s'édifier, on remarque la présence d'une membrane fibreuse épaisse, parsemée de grains osseux au voisinage de la plaquette dentaire, dont les contours indécis marquent à peu près l'étendue du bouclier vomérien (fig. 41, 42). Très rapidement, alors que les remaniements des organes sous-jacents sont terminés, cette membrane se précise et s'ossifie en même temps que le bord denté se complète et se consolide (n° 10, fig. 22). Je n'ai malheureusement pu suivre cette phase aussi complètement que le stade de migration : je puis seulement affirmer qu'elle est très rapide ; car la jeune salamandre terrestre (n° 10, fig. 22, 23) qui montre définitivement constitué le bouclier vomérien, n'est pas beaucoup plus longue (70 millimètres) que la larve n° 9 (62 millimètres) en cours de métamorphose, dont le vomer est encore au stade de migration (fig. 19 et 20 A).

Mais ce qui ressort sans conteste de cette étude c'est que l'origine du vomer adulte n'est pas la même que celle du vomer larvaire ; celui-ci ne dérive que d'une formation dentaire ; *le premier provient à la fois d'une néoformation dentaire et d'une ossification membraneuse* ; en effet, à aucun moment, on ne voit de dent ébauchée sur tout le territoire du bouclier vomé-

rien ; toute la région du foisonnement dentaire est reléguée à la partie postérieure de la plaquette vomérienne et l'on ne rencontre à sa partie antérieure que des débris osseux résultant de sa désagrégation.

Il est aussi fort intéressant de noter, au point de vue de la marche générale des événements, que l'établissement des longues apophyses dentées de *Salamandra maculosa* (fig. 22 et 23) ne procède pas d'ébauches disjointes et multiples, disséminées sur le trajet de l'organe, et qui en grandissant simultanément deviendraient confluentes, mais résulte de l'extension de proche en proche, dans un sens déterminé, d'un foyer de néoformation dentaire, comme si la présence d'un tissu osseux, déjà constitué dans le voisinage, était nécessaire à l'élaboration d'une dent nouvelle.

Le déplacement si curieux du foyer d'activité dentaire est très spécial. On ne peut guère le comparer à l'extension d'une ébauche ou d'un bourgeon ; car ceux-ci s'étendent en conservant une attache avec leur base, d'où ils reçoivent leurs éléments constitutifs et les matériaux qui servent à leur croissance. Ici, au contraire, nous trouvons au sein d'un même territoire, d'un côté la vie, l'organisation, le développement intensif, de l'autre, la régression, la mort, la dissémination des fragments de destruction et leur reprise partielle par l'organisme. Cependant, à la réflexion, il n'y a rien dans ces processus différents et simultanés qui soit plus surprenant que l'intrication côte à côte dans un organe, au cours de la métamorphose, d'éléments qui croissent et d'éléments qui disparaissent. La particularité la plus digne de remarque au niveau du vomer, pendant la phase de migration du bord denté, paraît consister dans la localisation stricte, au même moment, des phénomènes d'histogenèse et des phénomènes d'histolyse en des points opposés de l'os et dans la succession, dans le temps, des deux processus au même endroit.

Mais c'est aussi parce que le vomer est une pièce osseuse superficielle et mince, dont le bord denté est issu d'un foyer muqueux de néoformation dentaire apparent à l'extérieur, que l'on peut déceler sur lui, avec autant de facilité et de précision, les modes de sa transformation.

VI. — La formation du ptérygoïde osseux définitif.

La figure 53 indique le moment et le mode des transformations du ptérygoïde osseux dans leur rapport avec les autres modifications de la voûte palatine.

Après la disparition de sa palette dentée et de sa tige moyenne (voir ch. IV) le ptérygo-palatin larvaire, réduit à l'aile ptérygoïdienne, subit un remaniement important; pourtant ce remaniement est moins prononcé que celui du vomer et surtout il ne se traduit à l'extérieur par aucun phénomène. Aucune saillie muqueuse ne l'accompagne et il faut comparer attentivement les aspects de l'os aux divers moments de la vie larvaire de la métamorphose et de l'adulte, pour apprécier les changements dont il est le siège. Il n'est pas d'origine dentaire, mais tout entier construit par une ossification membraneuse directe (O. HERTWIG, 1874). On constate cependant, comme pour le vomer, qu'il existe deux stades distincts dans sa transformation: 1° un *stade de préparation* pendant lequel l'os régresse et s'amincit et 2° un *stade d'achèvement ou d'ossification définitive* pendant lequel la forme nouvelle de l'os est établie. Mais tandis que le vomer manifeste extérieurement dans la première phase une activité de renouvellement très intense, par la progression régulière et ordonnée de sa plaquette dentée, le ptérygoïde ne présente guère à ce moment, au point de vue macroscopique du moins, que de légères modifications de l'aspect et des proportions de ses différentes parties. Il en est tout autrement si, au lieu de considérer le ptérygoïde en lui-même isolé de l'organisme, on envisage le déplacement du ptérygoïde par rapport aux organes de la voûte palatine. En effet il est inséré par sa base postérieure sur la face ventrale du quadratum (fig. 8) et l'extrémité distale de celui-ci se porte en arrière dès le début de la métamorphose. Les ptérygoïdes, tant osseux que cartilagineux du même côté, prennent donc ensemble, et de concert avec lui, une nouvelle orientation. L'extrémité antérieure du ptérygoïde osseux, tournée en dedans chez la larve (fig. 2, 4, 29 à 32), se porte en dehors. Ce fait, déjà connu, ressort clairement de l'examen des préparations de *Salamandra maculosa* (fig. 8, 10). Déjà, pendant la disparition

des régions antérieure et moyenne du ptérygo-palatin larvaire, disparition très précoce, on peut surprendre le recul simultané des extrémités distales du carré et des ptérygoïdes ; chacune de leurs parties tourne autour de l'attache, devenue mobile du quadratum au crâne, suivant un segment de cercle qui a comme rayon la distance qui la sépare de cette attache. Seulement, le quadratum est à l'état larvaire presque transversal, tandis que l'angle antérieur du ptérygoïde osseux est dirigé en dedans ; aussi la surface articulaire du carré se dirige-t-elle en arrière, tandis que l'extrémité antérieure du ptérygoïde commence par se dévier en dehors. Le déplacement est si précoce qu'il semble débiter avant même que la tige osseuse ptérygoïdienne ne soit rompue (fig. 6) et l'on peut se demander jusqu'à quel point la rotation en dehors et en arrière de l'aile ptérygoïdienne n'est pas en cause dans la rupture de cette tige, rendue fragile par la régression (comparer les fig. 4 et 6). Ce qui donne à cette opinion quelque vraisemblance, c'est la position presque transversale que prennent certains fragments antérieurs isolés, disposés comme s'ils résulteraient du bris d'une courbure saillante en dehors ; mais il est plus probable que cette orientation des fragments est consécutive à la fragmentation ; car, sous l'os de membrane décalcifié, reste la membrane et celle-ci demeurant encore quelque temps en rapport avec l'aile ptérygoïdienne, peut entraîner en dehors les morceaux épars.

La pointe antérieure du ptérygoïde et la plaquette vomérienne émigrent en sens inverse, l'une en dehors, l'autre en dedans (fig. 10) ; l'intervalle qui les sépare augmente de plus en plus.

Pendant ce temps, l'aile ptérygoïdienne subit dans sa substance quelques légers changements ; elle s'amincit ; ses bords deviennent crénelés, sa pointe irrégulière. En dedans du ptérygoïde cartilagineux, et surtout au niveau de l'attache de celui-ci sur le carré, on remarque un léger recourbement vers le haut du bord interne de l'os qui tend à entourer ou du moins à épauler le cartilage du côté de la ligne médiane (fig. 13).

Les rapports entre les extrémités antérieures des ptérygoïdes osseux et cartilagineux sont intéressants à noter parce qu'ils montrent le moment où commence le changement propre

d'orientation de la pièce osseuse. A plus de moitié de la métamorphose externe la pointe du ptérygoïde osseux est encore en dedans de l'extrémité du ptérygoïde cartilagineux (fig. 13). Vers la fin des changements de la parure, la pointe osseuse, régularisée dans sa forme, passe en dehors de celle-ci (fig. 17). Cependant même à ce moment l'aspect général de l'os n'est guère modifié (fig. 21); il a conservé sa forme triangulaire; il est un peu moins plat et ébauche une légère concavité de sa face dorsale; son bord interne épaissi monte en dedans de la base du ptérygoïde cartilagineux; voilà à quoi se réduisent ses changements chez *Salamandra maculosa* à la fin du « stade de préparation ». La larve d'*Amblystoma tigrinum* qui reste à l'état d'Axolotl présente à un âge un peu avancé quelques-unes de ces modifications, ce qui tendrait à démontrer qu'elles ne sont pas essentiellement d'origine métabolique; ainsi le ptérygoïde vieux acquiert un bord interne plus épais, qui se relève le long du ptérygoïde cartilagineux; celui-ci s'imprime sur la face dorsale de l'os dans une gouttière peu profonde (fig. 32, 36, 37) et, d'autre part, le bord externe aminci peut présenter des phénomènes de régression (fig. 31, 32). Mais au cours de la métamorphose, après la fin des changements externes, quand les branchies sont déjà recouvertes par l'opercule et que toute communication cervicale du pharynx avec l'extérieur a disparu (fig. 41 D et 42 D), on trouve les ptérygoïdes osseux très amincis, décalcifiés, et déjà profondément modifiés. Malgré qu'à cette époque le vomer ne soit encore qu'une petite plaquette dentée (fig. 41 A, C; 42, B), nous observons que commence, pour les ptérygoïdes, la seconde période de la transformation: le stade d'achèvement ou d'ossification définitive.

Il est probable sans que je puisse l'affirmer que ce deuxième stade est préparé par l'organisation d'une membrane fibreuse aux lieu et place où se produira l'ossification ultérieure; en tout cas celle-ci ne se fait que lorsque les organes voisins ont accompli leur remaniement et en particulier quand le quadratum a terminé son transport en arrière. Les changements sont particulièrement apparents chez *Amblystoma tigrinum*; ils ont été décrits à propos du n° 24 (p. 363); on peut les apprécier rapidement par la comparaison des figures 41 D et 42 D avec les figures 46, 47 et 49. Après la période des transformations

externes, au début de l'ossification nouvelle des ptérygoïdes, l'ouverture entre les branches antérieure et postérieure correspond à un angle de 110° environ ; cette ouverture n'est plus que de 80° chez l'Amblystome parfait. Le décroisement des extrémités antérieures des ptérygoïdes osseux et cartilagineux et leur orientation parallèle vers le maxillaire est aussi l'un des signes les plus caractéristiques du remaniement ptérygoïdien ; la branche postérieure du ptérygoïde pouvant être considérée comme fixe à cause de son attache au quadratum, on devait supposer que la diminution d'ouverture du compas ptérygoïdien résultait du seul déplacement de la branche antérieure ; le décroisement des extrémités vient prouver le bien fondé de cette opinion (fig. 53).

Nous trouvons donc dans les phénomènes observés pendant la métamorphose sur le ptérygoïde la confirmation des faits constatés sur le vomer, et il paraît justifié de concevoir que le remaniement de ces os superficiels s'accomplit en deux temps : 1^o l'un de *préparation*, correspondant à la transformation des organes voisins, où le bord denté du vomer émigre à sa place définitive, où le ptérygoïde transporté passivement s'amincit et régresse, 2^o l'autre d'*achèvement*, caractérisé par l'ossification directe d'une membrane fibreuse sous-muqueuse, qui a pris au préalable les dimensions et la forme de l'os définitif.

VII -- La conformation des dents et le mécanisme de leur chute pendant la métamorphose.

A. La formation des dents vomériennes a été étudiée au point de vue macroscopique chez *Amblystoma tigrinum* pendant le stade de « migration du bord denté ». La distribution de la substance osseuse le long de la dent paraît intéressante à noter. Aucune des dents formées, chez les trois Axolotls (n^o 22, 23, 24) parvenus à la fin de la métamorphose externe, n'est complètement ossifiée ; toutes, même celles qui par la réunion de leurs socles forment une petite plaquette osseuse (fig. 40 B, 41 B, 42 C) ont la *partie supérieure du socle fibreuse* ; toutes sont flexibles à mi-hauteur et peuvent être pliées par une pression portée sur la pointe. Les plaquettes ne sont donc constituées que

par la jonction des bases osseuses ; du reste, elles sont extrêmement minces et étroites et ne comprennent qu'un petit nombre de dents généralement alignées sur une seule rangée transversale. En avant des plaquettes, les dents, déjà vieilles, tombent ; en arrière, les dents naissent et grandissent, mais sont encore isolées les unes des autres ; leur socle est presque complètement fibreux et leur base, à peine ossifiée, ne s'étale pas encore pour se joindre à la base des dents voisines. D'autre part, le cône de dentine et d'émail est toujours la première partie et parfois la seule développée. Dans ces conditions, il semble légitime de penser que les dents implantées sur les plaquettes sont encore en état de croissance ou seulement au maximum de leur ossification et l'on doit considérer que chacune des régions ossifiées, cône de dentine et d'émail d'une part, base osseuse du socle d'autre part, non seulement dérive d'un centre d'ossification distinct, mais que l'ossification de la partie haute du ciment se produit à partir du bas et en dernier lieu, et que la formation de tissu ossifié subit un temps d'arrêt pendant le développement de la partie supérieure du socle. On voit même des dents situées en dedans de la plaquette osseuse et presque au même niveau transversal qu'elle (fig. 40, B et C) qui sont dépourvues de toute ossification du socle et s'implantent directement sur la membrane fibreuse ; celle-ci sertit leur base, et l'enclave dans une sorte de petite alvéole (fig. 40, C).

On est donc en droit de se demander si l'ossification des socles qui commence par la base n'aurait pas pour origine une ossification membraneuse directe. A cette question, la réponse est négative. Il est avéré par l'étude du n° 19 (fig. 42, C) que l'ossification de la base des dents implantées sur la membrane fibreuse reste *exclusivement limitée à la région dentaire elle-même* et qu'elle ne s'étend pas à la membrane de soutien et, d'autre part, on rencontre des dents isolées qui sont déjà munies d'une base osseuse. On aboutit donc à cette conclusion que tout le tissu osseux construit au cours de la première période de remaniement ou de préparation, c'est-à-dire pendant le stade de la « migration du bord denté » est bien d'origine exclusivement dentaire. La dent n'est pas d'une seule venue au point de vue de l'ossification ; mais il est indéniable que la

calcification de sa base, malgré l'interposition entre celle-ci et le cône de dentine d'une partie uniquement fibreuse, lui appartient en propre. L'ossification de la membrane fibreuse placée au-dessous des dents est un phénomène ultérieur surajouté.

O. HERTWIG (1874) a signalé chez *Rana*, *Salamandra*, *Triton*, une zone fibreuse de séparation, très étroite, entre la couronne et le socle de ciment; mais il indique qu'elle n'existe pas chez l'*Axolotl*. Les dents en train de se résorber qu'il a examinées (Pl. V, fig. 2 et 3, p. 114) se décalcifient par la base en laissant intacte la plaquette osseuse sous-jacente.

B. Le mécanisme de la chute des dents est facile à saisir. Les dents âgées ont une pointe saillante au-dessus de la muqueuse, exposée aux chocs et à la pression des aliments; quand elles sont réunies aux dents voisines, implantées sur un piédestal osseux, encroûtées de calcaire sur une partie de leur hauteur, (fig. 42, C) les chocs les courbent sans les déraciner; mais si les socles sont presque entièrement décalcifiés, les dents devenues indépendantes de leurs voisines, isolées dans leur implantation sur l'os auquel elles ne tiennent plus que par leur fond, sont luxées au moindre heurt. L'ablation, même prudente, de la muqueuse au moment de la dissection arrache toujours de la plaquette une certaine quantité de dents âgées; elles se rompent au bas de leur socle fibreux, en laissant sur l'os un léger rebord arrondi (fig. 16).

Le phénomène de la persistance de la plaquette osseuse, sous-jacente aux dents tombées, suggère encore, malgré le travail d'O. HERTWIG (1874) l'idée d'une indépendance originelle entre la dent et son piédestal, mais la question qui pourrait être reprise utilement dans le sens des rapports étroits qui lient les états anatomiques et biologiques ne peut être résolue que par des recherches histologiques.

Dans la régression osseuse provoquée chez les larves par la maladie ou la privation de nourriture, les phénomènes de décalcification réduisent la dent fonctionnelle à un état semblable à celui des dents formées dans la première période de la métamorphose (nos 17 à 21); mais dans ces cas l'intercalation d'une partie fibreuse décalcifiée entre deux régions osseuses est *secondaire*. L'intérêt des observations faites à l'époque de la

transformation est de montrer que cette conformation des dents peut être primitive.

VIII. — La disparition de l'autostylie à l'époque de la métamorphose et chez le jeune animal parfait.

Le problème de l'autostylie des Urodèles n'est abordé ici que d'une manière incidente et mériterait des recherches plus complètes. J'apporte seulement quelques indications. Elles tendent à démontrer que l'autostylie larvaire, au sens d'une continuité de substance cartilagineuse entre le suspenseur et le crâne, cesse d'exister au moment de la métamorphose. La mobilité dont fait preuve le quadratum à sa base est en rapport avec le recul de sa partie distale ; elle explique comment celle-ci se déplace suivant un arc de cercle dont le rayon est constitué par la tige même du suspenseur. Déjà STÖHR (1879) avait montré chez *Triton cristatus* que l'attache au crâne du pilier otique subissait une fonte au moment de la transformation ; mais GAUPP (1906) affirme que le processus basal reste uni à la base du crâne. Les observations que j'ai faites sur *Salamandra* (n° 10) et *Amblystoma tigrinum* (n°s 22, 23, 24) prouvent au contraire que le pilier basilaire présente une fente articulaire entre les os ptérygoïde et parasphénoïde. Chez la jeune Salamandre n° 10 le carré jouit encore d'une mobilité très nette, comme au moment de la métamorphose.

Cette mobilité est transitoire ; elle n'existe plus chez la Salamandre adulte (n° 11). La fixation nouvelle du suspenseur tient essentiellement à l'adossement et à la superposition des os de revêtement qui entourent son attache au crâne. Il s'agit donc ici d'une *autostylie osseuse secondaire*. Les mêmes constatations ont été faites chez *Amblystoma tigrinum* (n°s 27 et 28) et chez *Amblystoma opacum* (n° 29). Il y a lieu de désigner par des termes différents l'autostylie vraie primitive et l'autostylie secondaire et je me rallie à l'idée de GREGORY (1904) et de KERR GRAHAM (1908) qui proposent de donner le nom de *protostylie* à la première.

IX. — La signification phylogénique de l'appareil denté ptérygo-palatin.

L'appareil ptérygo-palatin considéré dans son ensemble est constitué par plusieurs éléments, une pièce osseuse, une tige cartilagineuse, un substratum fibreux (Voir fig. 33 et 34), et si l'on veut comprendre sa valeur au point de vue phylétique il importe de rassembler toutes les données que fournit l'étude de ses parties constitutantes. WIEDERSHEIM et PARKER (1877) ont entrepris, les premiers, l'étude systématique de la tête des Urodèles, mais ils se sont attachés surtout à la description du squelette cartilagineux et osseux et ont mis au second plan l'étude de l'élément fibreux. Il est cependant facile de montrer l'importance des ligaments dans la comparaison des squelettes crâniens des Vertébrés inférieurs; le plus grand nombre des os est d'origine membraneuse; un territoire osseux décalcifié devient un ligament résistant, malléable et souple, et, d'autre part, des ligaments en s'ossifiant peuvent devenir rigides et constituer de solides points d'appui. Si l'on juge de ce point de vue la tête des Urodèles, on s'aperçoit qu'elle est beaucoup moins différente de celle des autres Amphibiens qu'elle ne le paraît quand on fait abstraction de l'élément fibreux; en effet, les ligaments quadrato-maxillaires très puissants qui encadrent le débouché inférieur de la loge temporale tiennent lieu des quadrato-jugaux et des ptérygoïdes des Anoures et des Stégogéphales. Et d'autre part, il ne semble pas légitime de considérer que l'absence des os représentés par ces ligaments dans la tête des Urodèles prouve un état de dégénérescence de celle-ci vis-à-vis de celle des Stégocéphales (MOODIE, WATSON); un examen plus complet démontre qu'elle est seulement bâtie sur un autre plan (WINTREBERT, 1910); en effet à la diminution de résistance des massifs latéraux correspond une augmentation compensatrice de solidité de la partie centrale et plus particulièrement du parasphénoïde, pour laquelle on ne peut parler de régression; et si l'on veut quand même faire dériver les Urodèles des Branchiosauriens on est obligé d'admettre une transformation tout à fait insolite du crâne de ces derniers. Ainsi par la seule étude

de l'architecture crânienne générale on est conduit à penser que les Urodèles ne peuvent provenir des Stégocéphales.

Mais l'étude de l'appareil ptérygo-palatin larvaire des Urodèles permet d'aller plus loin et d'affirmer qu'ils ont des caractères primitifs qui manquent aux Protritons. Ils possèdent en effet dans cet appareil larvaire un rappel de la région palatine du palato-carré des Poissons. Les deux formations sont orientées d'une façon semblable, en avant et en dedans, vers la région ethmoïdale médiane. Sans doute l'arc denté interne ptérygo-palatin est représenté surtout par une pièce osseuse, d'origine à la fois dentaire et membraneuse, et elle n'est pas soutenue par un substratum cartilagineux complet; mais ne doit-on pas penser que le développement précoce du squelette osseux a déterminé ici, comme chez les Dipneustes (*Lepidosiren*, *Protopterus*), la réduction du squelette cartilagineux?

J'ai suivi pas à pas aux différents âges larvaires chez *Amblystoma tigrinum* (Voir ch. III) le développement et la croissance de l'arc denté osseux; je n'y reviendrai pas; mais je résumerai l'évolution du ptérygoïde cartilagineux et de l'élément fibreux ptérygoïdien.

I. — *Le ptérygoïde cartilagineux.*

A. *Chez la larve.* — Le ptérygoïde cartilagineux né tardivement, bien après le développement du ptérygo palatin osseux (fig. 28 et 30), comme une excroissance de la partie interne du cartilage carré, s'applique immédiatement à la face dorsale de l'aile ptérygoïdienne (fig. 30); il y est placé près son bord interne et pendant la plus grande partie de la vie larvaire chez *Salamandra* (fig. 4 et 6), se dirige en avant sous l'aspect d'une tige digitiforme, située à distance du trabécule crânien, mais presque parallèle à lui. Chez l'*Axolotl*, pendant longtemps il conserve la même direction vers l'avant (fig. 30, 31), mais chez les larves âgées (fig. 32), arrivé sur la face dorsale du ptérygoïde osseux au milieu de sa longueur, il se coude brusquement en dehors, croise la tige ptérygoïdienne et s'oriente vers le maxillaire (fig. 34 et 53). Celui-ci se développe aussi tardivement (fig. 26, 27, 28); mais quand se produit le changement d'orientation de la tige cartilagineuse, il est déjà bien développé (fig. 31, 32). Ce

changement brusque de direction a déjà été nettement signalé et figuré chez quelques espèces (WINSLOW, 1898. Pl. II, fig. 9 et 20) mais on ne s'est pas préoccupé de chercher sa cause et sa signification.

Les dissections du ptérygoïde cartilagineux montrent qu'il est inclus dans une gaine fibreuse émanée de la paroi interne de la loge temporale, contre laquelle il est comprimé à sa naissance par le ptérygoïde osseux. Dans sa croissance tardive, il trouve devant lui, sur son chemin, des structures déjà réalisées qui lui font obstacle et qu'il ne peut vaincre. Il chemine d'abord en avant, jusqu'à la partie antérieure de la loge temporale, libre dans la gaine fibreuse qui l'entoure ; mais à cet endroit il est arrêté par le fascia prétemporal qui sépare cette loge de la région orbitaire. Il ne pénètre pas dans celle-ci, mais dévié en dehors il suit vers le maxillaire la cloison aponevrotique interorbito-temporale. A l'endroit de sa rencontre avec celle-ci on observe souvent la formation d'un renflement, d'un bouton (fig. 33, 39), comme si le ptérygoïde, empêché de continuer sa marche en avant, se développait sur place en largeur et en épaisseur ; parfois le globule cartilagineux marque en effet l'extrémité de la tige (fig. 33) ; d'autres fois, celle-ci après s'être renflée pousse un prolongement (fig. 39) ; mais ce prolongement est alors nettement dirigé en dehors. La plupart du temps les tiges cartilagineuses, sans changer de diamètre, s'orientent franchement et d'emblée vers la pointe du maxillaire (fig. 32, 34).

L'extrémité du ptérygoïde cartilagineux est généralement libre au milieu des trousseaux fibreux qui l'entourent, ainsi que l'a montré WIEDERSHEIM ; et il n'est pas rare, en incisant la gaine tout le long de la tige, de voir que celle-ci s'énuelée d'elle-même de son enveloppe. Dans cette manière indépendante de se comporter vis-à-vis des tissus qu'elle trouve sur son passage le ptérygoïde cartilagineux se rapproche beaucoup du cartilage antéorbital, qu'on s'étonne aussi de trouver sans aucune adhérence dans les tissus fibreux où il est plongé.

Mais cette indépendance n'est pas toujours complète et le ptérygoïde cartilagineux, en certains points de son parcours, contracte des connexions fibreuses avec les organes avoisinants. A vrai dire, le résultat des investigations ne porte pas à penser

que ces connexions sont essentielles, ni même normales, mais plutôt qu'elles sont formées par des adhérences éventuelles de la tige avec les faisceaux fibreux de la gaine : en effet, c'est surtout aux endroits où celle-ci change de direction, et sur les renflements de son trajet, que l'on observe des insertions ligamenteuses et l'on doit penser que ces dernières sont produites par irritation au moment d'un stationnement prolongé du ptérygoïde devant un obstacle.

Cette interprétation s'appuie sur des faits nombreux récoltés chez l'Axolotl. C'est ainsi que des faisceaux fibreux partent généralement de la partie interne de la tige près de son coude vers le maxillaire (fig. 34, 39) et se rendent à la base du cartilage antorbital et au plancher nasal en passant au-dessus de la palette dentée ptérygo-palatine et du vomer ; ces faisceaux fibreux sont simplement des fibres ligamenteuses quadrato-ethmoïdales (fig. 31 et 32) qui ont pris relai sur la tige ptérygoïdienne ; les mêmes connexions internes existent, peut-être plus solides encore, lorsque le ptérygoïde se termine par un bouton derrière le fascia prétemporal (fig. 33).

Quand l'extrémité de la tige déviée en dehors arrive au-dessus du ligament quadrato-maxillaire interne (fig. 34, 39) au milieu des trousseaux fibreux qui contournent en avant la loge temporale, elle adhère encore à quelques-uns des faisceaux qui passent sur la face externe de la loge ; mais, même quand elle se condense en bouton devant le fascia prétemporal (fig. 33), elle s'attache aux fibres de la paroi temporale antérieure et semble être ainsi le point de départ d'une bande fibreuse qui va rejoindre le ligament quadrato-maxillaire externe (*qme*). Ainsi nous constatons que le ptérygoïde cartilagineux, au cours de la vie larvaire, peut s'unir éventuellement : 1° aux fibres qui forment le substratum fibreux sous-jacent aux pièces osseuses de l'arc denté interne ; 2° aux fibres antérieures de la loge temporale qui se dirigent en dehors vers le ligament quadrato-maxillaire externe.

B. *Au cours de la métamorphose* le ptérygoïde cartilagineux présente une croissance très vive. Nous allons résumer son évolution chez *Amblystoma tigrinum*, chez *Salamandra maculosa* et chez *Amblystoma opacum*.

1° *Amblystoma tigrinum*. — A la fin de la métamorphose

externe, l'extrémité de la tige cartilagineuse se trouve très rapprochée de la pointe du maxillaire (fig. 43) ; elle envoie deux petits faisceaux fibreux ; l'antérieur se porte à la face interne du maxillaire et n'est probablement que l'un des faisceaux du ligament quadrato-maxillaire interne (*qmi*) adhérent à la tige ; l'autre qui ne représente vraisemblablement aussi qu'une attache secondaire, contourne en avant la loge temporale et rejoint le ligament quadrato-maxillaire externe. Chez l'adulte parfait on ne trouve pas le ptérygoïde cartilagineux développé plus avant (fig. 46). On voit ainsi que si sa croissance est rapide dans la première phase de la métamorphose, elle reste limitée à cette période où s'effectuent les remaniements profonds de la tête et où les cartilages craniens en général (capsule nasale, cartilage antorbital, ptérygoïde, carré) montrent une grande activité de développement.

2° *Salamandra maculosa*. — Les liens fibreux que nous venons de reconnaître à l'extrémité du ptérygoïde chez *A. tigrinum* nous montrent les deux voies par lesquelles la tige cartilagineuse peut se frayer un chemin à la fin de sa croissance : la voie *jurtamaxillaire* et la voie *circumtemporale*. La première voie est connue depuis les travaux de WIEDERSHEIM (1877) ; c'est la seule qu'il ait indiquée et tous les auteurs ont adopté sa manière de voir. Pour lui, le ptérygoïde, plus ou moins développé, plus ou moins long, tend toujours à rejoindre, à la face interne du maxillaire, le cartilage antorbital, comme il le fait chez *Ranodon* (Pl. XXIII, fig. 69 et 70) et à constituer avec lui une arcade cartilagineuse complète. C'est la voie suivie par le ptérygoïde d'*Amblystoma punctatum*, comme nous le verrons plus loin, mais la tige cartilagineuse de *Salamandra maculosa* prend la voie circumtemporale. Le diagramme de la figure 53 résume les phases successives de son évolution au cours de la métamorphose (p. 399).

Sortie de la gouttière du ptérygoïde osseux (fig. 24) elle se dirige d'abord en avant, appliquée contre la paroi interne de la loge temporale et placée parallèlement au-dessus de la corde quadrato-maxillaire interne ; arrivée au devant de cette loge, elle bute contre le fascia prétemporal tendu derrière la loge orbitaire (*io*), mais qui présente à ce niveau une courbure concave en arrière et un trajet récurrent vers la pointe maxillaire.

En effet le maxillaire s'est beaucoup allongé et la partie antérieure de la loge temporale, avec le recessus cutané qu'elle contient (fig. 22), se trouve placée en dedans de lui. La tige cartilagineuse se dirige non seulement en dehors, mais *en haut* de telle façon qu'elle ne rencontre pas la face interne du maxillaire supérieur, mais passe au-dessus de lui pour aboutir sur la face externe de la tête. En cet endroit, elle adhère intimement à l'anneau fibreux périorbitaire (fig. 26) et, suivant son pourtour postérieur, elle monte, se dirige en arrière et se termine au milieu des faisceaux fibreux de la paroi temporale externe avec lesquels elle est en intime connexion.

A l'endroit de la première courbe du crochet cartilagineux (fig. 25) on remarque sur lui l'adhérence de quelques fibres (*ptm*) faisant indubitablement partie de l'expansion profonde du ligament quadrato-maxillaire interne (*gmi*).

3° *Amblystoma opacum*. — Le ptérygoïde cartilagineux se comporte suivant le type *Ranodon* (fig. 52) de WIEDERSHEIM. Cet auteur indique qu'il se termine près de la pointe du maxillaire (1877, Pl. XXIII, fig. 76 et 77), sans l'atteindre; je trouve au contraire qu'il longe sa face interne après s'être coudé manifestement au niveau de la pointe de cet os. Il avait suivi jusque-là le plan oblique en avant et en dehors de la paroi temporale antérieure; il s'en dégage et, côtoyant le maxillaire, il se prolonge jusqu'à la hauteur de l'apophyse dentée du vomer où il s'unit par un ligament à la corne postérieure du cartilage antorbital; au niveau du coude maxillaire il prend adhérence à quelques faisceaux qui font partie de la loge temporale et aboutissent, en la contournant, sur sa face externe.

II. — *Le substratum fibreux ptérygoïdien.*

Le substratum fibreux de l'appareil ptérygo-palatin larvaire est très développé; il est renforcé par des fibres quadrato-ethmoïdales (fig. 31, 32) qui se rendent du carré au pourtour de la choane et du vomer et qui parfois font escale sur le bord interne du ptérygoïde cartilagineux (*pte*, fig. 34 et fig. 39). L'appareil fibreux est surtout visible en cas de décalcification avancée chez les larves cachectiques (fig. 37), dans les parties où l'arc denté interne est régressé. Au moment de la métamor-

phose toute trace de ce substratum membraneux disparaît dans la région du vomer et de la palette antérieure du ptérygo-palatin; les ligaments quadrato-ethmoïdaux et vomériens s'évanouissent aussi (fig. 30, 31, 32). Chez l'adulte aucun ligament ne traverse plus la fosse orbitaire en diagonale en se dirigeant en dedans. Toutes les fibres émanées du carré se dirigent en avant ou en dehors (fig. 46, 50), se rendant à la pointe du maxillaire, à son apophyse palatine et à l'extrémité de l'apophyse dentée du vomer.

III. — Conclusion.

De ces faits ressort une interprétation nouvelle des rapports présentés par le ptérygoïde cartilagineux. S'il ne suit pas la face dorsale de l'arc osseux primitif c'est qu'en raison de sa croissance tardive il trouve devant lui des plans fibreux qui l'en empêchent: né sur la partie interne du carré, inclus dès sa naissance dans la paroi interne de la loge temporale, il rencontre bientôt devant lui le fascia prétemporal qui l'oblige à se courber en dehors; au cours de la métamorphose il s'allonge vivement et prend soit la voie juxta-maxillaire (*Ranodon*, *Amblystoma punctatum*), soit la voie circumtemporale (*Salamandra maculosa*). Forcé dès la période larvaire, par la présence du fascia prétemporal, à se dévier en dehors au lieu de suivre la face dorsale du ptérygo-palatin osseux, il ne tend nullement à reconstituer, comme le pensent les auteurs classiques, l'arcade cartilagineuse des Anoures considérée comme primitive, parce qu'elle est complète et que le type structural du crâne des Anoures ressemble à celui des Stégocéphales. Le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles n'est pas une formation secondaire comme le pense GAUPE (1906, p. 738). L'appareil ptérygo-palatin des larves d'Urodèles, avec tous ses éléments, osseux, fibreux, cartilagineux, est au contraire une formation primitive, directement apparentée à l'anse ptérygo-palatine du palato-carré des Poissons, dont il conserve les rapports et l'orientation. L'anse latérale des Anoures qui réunit l'extrémité distale du carré au processus maxillaire postérieur est un dérivé aberrant du palato-carré primitif, une formation secondaire ou si l'on veut *plus évoluée*, qui semble en rapport avec l'appari-

tion précoce dans l'ontogénie de l'arc denté maxillaire. Les larves des Stégocéphales et spécialement des Protritons (Branchiosauriens) ont dès leur jeune âge un arc maxillaire complet; aussi semblent-elles déjà plus éloignées des Poissons osseux que les larves d'Urodèles qui possèdent, avant l'apparition du maxillaire supérieur, un arc interne denté fonctionnel voméro-ptérygo-palatin. C'est seulement au cours de la métamorphose que ce dernier perd son unité et que ses éléments remaniés s'organisent, comme chez la plupart des Vertébrés terrestres, de façon à soutenir en dehors l'arc denté maxillaire, devenu prévalent.

Le trajet suivi par le ptérygoïde cartilagineux des Urodèles, à la fin de la vie larvaire, entre la loge temporale et la loge orbitaire, derrière le fascia prétemporal, suggère la manière dont a pu se former chez les Vertébrés l'arcade cartilagineuse du type maxillaire aux dépens de l'anse cartilagineuse du type ptérygo-palatin. Mais en raison de la conformation tout à fait particulière de leur base du crâne, largement développée dans sa partie médiane, réduite sur ses parties latérales, les Urodèles adultes ne réalisent que d'une manière le plus souvent imparfaite l'arcade cartilagineuse complète du type maxillaire.

Les faits recueillis dans l'ontogénie des Salamandridæ, rapprochés de ceux qui montrent dans le crâne des Urodèles adultes une architecture tout à fait spéciale, inclinent à penser que l'origine des Amphibiens est polyphylétique, en ce sens que les Urodèles et les Stégocéphales proviennent de souches différentes.

La grande ancienneté de la souche des Urodèles semble être admise aujourd'hui par les Paléontologistes depuis les derniers travaux parus sur *Lysorophus tricarinatus* (SOLLAS, 1920). Les travaux d'embryologie sur la voûte palatine des Salamandridæ que j'ai effectués en 1910 m'avaient conduit, indépendamment de toute étude paléontologique à la même conclusion. A cette époque la place de *Lysorophus* dans la classification était fort discutée, et je n'avais trouvé dans la littérature aucune forme d'Amphibien fossile dont la base du crâne, assez bien conservée, rappelât sans conteste la disposition larvaire des Urodèles. Les documents paléontologiques récents sont venus confirmer aujourd'hui les conclusions que j'avais tirées uniquement de

l'Embryologie et de l'Anatomie comparées des formes vivantes.

Au point de vue général de la valeur que l'on peut attribuer aux travaux d'ontogénie pour l'étude de la phylogénie, il importe de remarquer que les déceptions éprouvées par les savants qui ont cherché chez les embryons la trace des dispositions ancestrales, tiennent, en grande partie, à ce qu'ils n'ont pas tenu suffisamment compte de l'influence très considérable du milieu sur les organismes en développement. Cette influence est aujourd'hui unanimement admise. Il est entendu qu'on ne peut avoir confiance dans les données d'une ontogénie que s'il est à présumer, par l'étude des divers faciès contemporains des formes fossiles, que les générations successives du groupement étudié ont vécu dans des conditions semblables d'existence. C'est le cas pour les Urodèles et c'est la raison pour laquelle il est légitime d'accorder quelque créance aux faits recueillis dans leur développement, pour la découverte de leur filiation (WINTREBERT, 1921).

X. — Les rapports entre la structure de la voûte palatine et les conditions de la vie chez les Salamandridæ

Ces rapports ont été étudiés chez *Amblystoma tigrinum* (WINTREBERT, 1922 a). J'ai cherché à mettre en lumière :

a) l'influence du jeûne prolongé et de la cachexie sur la voûte palatine d'Axolotls de 10 à 15 cent.

b) l'influence, sur la marche des transformations que subit la voûte palatine au cours de la métamorphose, d'une remise à l'eau de jeunes Amblystomes obtenus par le procédé d'assèchement graduel de MARIA VON CHAUVIN (1885).

1° *Etat de l'arc denté interne d'Axolotls en état de misère physiologique* (N^{os} 17 à 21, fig. 24 à 39). — Une régression osseuse plus ou moins avancée accompagne l'inanition et la cachexie. Elle s'observe à la fois sur le vomer et sur le ptérygo-palatin. Ce sont surtout les parties internes des régions dentées, disposées en feuillets lamelleux dépourvus de dents, la tige du ptérygoïde et le bord externe de l'aile ptérygoïdienne, qui sont atteints. Les feuillets osseux s'amincissent, se découpent sur les bords, se percent en leur centre d'orifices irréguliers. La

raréfaction est parfois si prononcée qu'elle les réduit à l'état de dentelle osseuse (fig. 38). La tige ptérygoïdienne diminue d'épaisseur, devient grêle, fragile, se rompt au plus léger choc ou se fragmente par le seul progrès de la décalcification. La palette dentée palatine est, par ce mécanisme, séparée de l'aile ptérygoïdienne et, si l'on ne prête attention aux conditions biologiques défavorables qui ont provoqué la division, on peut considérer celle-ci comme le résultat d'un isolement normal et tardif du palatin et du ptérygoïde (FRIEDREICH et GEGENBAUER, 1849; O. HERTWIG, 1874; WIEDERSHEIM, PARKER, 1877). La régression peut être poussée très loin. Chez l'Axolotl n° 24 (fig. 37) par exemple, larve morte d'inanition après plusieurs mois d'assèchement graduel, la tige ptérygoïdienne est morcelée en quatre tronçons. Le vomer de son côté peut être divisé en deux fragments (fig. 34); c'est le cas d'un Axolotl mort en aquarium d'une longue maladie et couvert de Saprolégnées (n° 21). Les dents implantées sur les plaquettes osseuses se décalcifient et tombent; les murs saillants auxquels elles s'adossent diminuent de hauteur et disparaissent. La décalcification commence à l'union du socle de ciment et du cône de dentine; elle s'étend vers le bas du socle mais respecte généralement la couronne, de sorte qu'en appuyant sur celle-ci on ploye la dent au niveau de la partie moyenne de son socle fibreux. La simple ablation de la muqueuse arrache les dents qui sont décalcifiées jusqu'à la base.

Au cours de la métamorphose le remaniement des os s'accompagne aussi d'une régression considérable de la substance osseuse, mais cette régression a une allure très spéciale qui empêche de la confondre avec celle qui résulte de l'inanition. Elle est ordonnée et se produit à temps, d'une façon régulière; elle commence toujours au même endroit, de la même manière et se poursuit suivant une règle immuable; sans doute elle peut être plus ou moins prononcée suivant l'état de vigueur ou d'affaiblissement des individus (comparer le cas des Salamandres vigoureuses (fig. 8, 10, 12, 16, 20) avec celui des Amblystomes affaiblis) (fig. 40, 41, 42), mais, dans des circonstances identiques, elle s'accomplit sur chacune des pièces osseuses en un lieu déterminé, suivant un ordre prévu. Par exemple, elle n'atteint le vomer que du côté externe, tandis que son côté interne est

un foyer de néoformation dentaire ; dans l'inanition au contraire, c'est surtout la partie interne qui est rongée. La plaque dentée ptérygo-palatine s'évanouit rapidement et pour toujours pendant la transformation, tandis qu'elle persiste déchiquetée dans les cachexies. La membrane fibreuse qui la supporte persiste avec elle, tandis qu'elle disparaît au cours de la transformation. L'aile ptérygoïdienne ne subit jamais dans la métamorphose une régression aussi prononcée que dans l'inanition extrême, poussée jusqu'à la mort (comparer la fig. 38 aux fig. 41 et 42 D) ; mais, dans ce dernier cas, l'os reste en place tandis qu'il s'oriente différemment pendant la métamorphose. De plus à l'ordre défini et comme tracé d'avance des processus métaboliques s'oppose par contraste la fantaisie des régressions causées par la cachexie ; chez un animal c'est le vomer qui est le plus atteint (n° 21) ; chez un autre c'est la palette ptérygo-palatine ; chez un troisième la tige ptérygoïdienne est morcelée en premier lieu et l'aile ptérygoïdienne est découpée en jeu de patience, tandis que le vomer est peu touché.

2° *Les demi-Amblystomes branchiés* (nos 25-26, fig. 44 et 45). — Il s'agit de jeunes Amblystomes qui ont acquis la parure terrestre (perte des limbes caudaux, des palmures interdigitales, transformation du revêtement eutané devenu lisse brillant et tigré, régression très avancée des branchies arrivées à l'état de moignons à peine incisés sur les bords) et qui ont été brusquement remis dans le milieu aquatique, qu'on les avait forcés de quitter pour provoquer chez eux la métamorphose. Plongés dans une eau courante et fraîche (12° C.), ces animaux ont grandi et sont devenus adultes ; ils ont régénéré des branchies ; mais ils ont conservé tous les autres caractères qu'on leur avait reconnus au moment de la remise à l'eau. Il était intéressant de voir chez eux l'état de la voûte palatine et, en raison de la « migration » progressive de leur bord denté pendant la période des remaniements (voir chap. V), d'examiner les vomers pour tenter d'apprécier le degré de la métamorphose auquel ils sont restés.

L'étude des vomers effectuée chez les trois demi-Amblystomes observés (25, 25 bis, 26) montre que leur bord denté est loin d'être transversal (fig. 44, Pl. III) ; il est oblique en avant et en dedans de telle sorte que la ligne droite qui joint les extrémi-

tés du bord, prolongée du côté de la ligne médiane, fait avec celle-ci un angle ouvert en arrière d'environ 55°. L'angle obtenu par le même procédé chez l'*Amblystome* est de 75° à 85° (fig. 46 et 51). On peut ainsi juger que la série des phases par lesquelles la région dentée du vomer effectue sa « migration » en arrière, pour prendre chez l'adulte une position presque transversale (comparer les figures de la larve 31, 32, 40 B, 41 A, 42 B et de l'adulte 46, 51), a été interrompue un peu plus tard qu'en son milieu. Il ne s'agit pas pour les vomers, ni pour les autres organes, d'une position instable, sujette à changement dans le milieu donné aux animaux, mais d'un état permanent : les « demi-vomers » sont rigides, durs, cassants, complètement ossifiés et les dents qu'ils portent sont solides et calcifiées sur toute la hauteur.

Conclusion. — Voici donc deux faits d'observation et d'expérience qui tous deux montrent le retentissement considérable du milieu et des conditions de vie sur *Amblystoma tigrinum* et particulièrement sur le système osseux de la voûte palatine. Le premier, la régression osseuse, consécutive à un état de misère physiologique, modifie l'aspect des os minces et plats de l'arc denté interne et détermine fréquemment leur division. La scission du ptérygo-palatin est particulièrement rapide et fréquente. La méconnaissance de la cause pathologique qui la provoque a entraîné des anatomistes éminents à considérer à tort la présence d'un palatin isolé comme normale à la voûte palatine des larves d'Urodèles (voir ch. I).

Le deuxième fait souligne d'abord l'action d'arrêt du milieu aquatique sur la marche des processus métaboliques provoqués par la mise à l'air forcé, alors que l'incitation à la métamorphose obtenue par ce procédé prouvait déjà l'influence profonde du milieu aérien sur l'organisme des Axolotls. Il montre ensuite, par les résultats presque identiques réalisés chez les deux animaux soumis au même régime, la marche régulière et l'ordonnement précis des phénomènes de transformation. Il tend enfin à prouver, par la stabilisation d'une phase donnée de la métamorphose, que celle-ci ne doit pas être entendue comme une suite inéluctable de modifications qui s'enchainent nécessairement et aboutissent fatalement à la forme parfaite, mais comme une série d'étapes représentant chacune

un état constitutionnel défini, viable, ayant son équilibre propre et ses corrélations distinctes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1919. ABEL. — Palæozoologie. Die Stamme der Wirbeltiere. Berlin. Walter de Gruyter.
1914. BOAS. — J. E. V. Die Schläfenüberdachung und das Palatoquadratum in ihrem Verhältniss zum übrigen Schädel bei den Dipnoern und den terrestrischen Wirbeltieren. *Gegenbaurs Morpholog. Jahr.* XLIX, 229-309, 400 fig. texte.
1885. CHAUVIN, MARIA VON. — Ueber die Verwandlungsfähigkeit des mexicanischen Axolotl. *Zeitschr. f. Wissensch. Zool.* Bd. XLI.
1824. CUVIER, GEORGES. — Recherches sur les Ossements fossiles. T. V. Pars II.
1837. CUVIER, GEORGES. — Leçons d'anatomie comparée. 2^e édition. T. II.
1849. FRIEDREICH, N., und C. GEGENBAUR. — Das Primordialcranium von *Siredon pisciformis*. *Berichte d. zoot. Anst. zu Würzburg.* II. Leipzig.
1893. GAUPP, E. — Beiträge zur Morphologie des Schädels I. Primordialcranium und Kieferbogen von *Rana fusca*. *Morphologische Arbeiten*, herausg. von G. Schwalbe. Bd. II.
1901. GAUPP, E. — Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. X.
1906. GAUPP, E. — Die Entwicklung des Kopfskelettes. *Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere*.
1904. Gregory, W. K. — The relations of the Anterior Visceral Arches to the Chondrocranium. *Biol. Bull.*, VII, p. 54-69, 4 pl.
1874. HERTWIG, OSKAR. — Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletts der Mundhöhle. Eine vergleichend-anatomische, entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. *Arch. f. mikr. Untersuchung.* Bd. XI Suppl.
1908. Kerr, Graham. — Note on the Autostylic Skull of Vertebrates. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, XVII, p. 169.
1919. KERR, J. GRAHAM. — Text-Book of Embryology. Vol. II. Vertebrata With the exception of Mammalia. Mac Millan and Co. London.
1916. KESTEVEN, H. L. — The relation of the Amphibian Parasphenoids. *J. Anat. Physiol. London* (3) II, p. 303-307.
1866. OWEN, RICHARD. — On the Anatomy of Vertebrates. Vol. I. Fishes and Reptiles. Longmans, Green and Co. London.
1877. PARKER, W. K. — On the structure and development of the skull in the Urodelous Amphibia. *Philosoph. Transact. Roy. Soc. London.* 167, Pt II. p. 529-599, Pl. 21-29.
1882. PARKER, W. K. — On the morphology of the skull in the Amphibia Urodela. *Transact. of the Linnean Soc. of London.* Ser. 2. Vol. II Zoology. Pl. 3 (1879-1888).
1882. PARKER, W. K. — On the structure and development of the skull

- in the Urodeles. *Transact. of the Zool. Soc. of London*. Vol. XI, Pt. 6, p. 171-214, Pl. XXXVI-XLI.
1920. SOLLAS. — On the structure of *Lysorophus* as exposed by serial sections. *Philos. Trans. of Royal Soc. London*. Ser. B, Vol. 209, 481-527, fig.
1879. STÖHR, PH. — Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschadels. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XXXIII.
1875. WIEDERSHEIM, ROBERT. — Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Versuch einer Vergleichenden Anatomie der Salamandrinen mit besonderer Berücksichtigung der Skelettverhältnisse. Genua.
1877. WIEDERSHEIM, ROBERT. — Das Kopfskelett der Urodelen. *Morphol. Jahrb.* Bd. III, p. 352-449, 459-549, Taf. XIX-XXVII, 6 fig. texte.
1903. WILDER, H -H. — The skeletal system of *Necturus maculatus*. *Memoirs of the Boston Soc. of Nat. History*. Vol. V, n° 9.
1907. a) WINTREBERT, P. — Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens. IX. L'adaptation au milieu. *Comptes Rendus Soc. Biologie*, t. LXIII, p. 521.
1907. b) WINTREBERT, P. — Essai sur le déterminisme de la métamorphose chez les Batraciens. *C. R. de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences*. Congrès de Reims 1907.
1908. a) WINTREBERT, P. — *Id.* X. Une demi-métamorphose expérimentale. *C. R. Soc. Biologie*, t. LXV, p. 415.
- b) WINTREBERT, P. — *Id.* XI. Les caractères anatomiques du demi-amblystome à branchies. *C. R. Soc. Biologie*, t. LXV, p. 549.
- c) WINTREBERT, P. — Sur une forme intermédiaire entre l'Axolotl et l'Amblystome. *C. R. de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences*. Congrès de Clermont-Ferrand 1908.
1910. a) WINTREBERT, P. — *Id.* XII. L'évolution du vomer et du ptérygo-palatin chez *Amblystoma tigrinum*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVIII, p. 178.
- b) WINTREBERT, P. — *Id.* XIII. La disparition du palatin et la transformation du vomer chez *Salamandra maculosa* Laur. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVIII, p. 300.
- c) WINTREBERT, P. — *Id.* XIV. Les variations de l'appareil voméro-ptérygo-palatin chez l'Axolotl en dehors de la métamorphose et chez l'Amblystome branchié. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVIII, p. 419.
- d) WINTREBERT, P. — *Id.* XV. Les changements de rapport, le fonctionnement et la constitution de l'arc voméro-ptérygo-palatin chez les larves de *Salamandridæ*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVIII, p. 617.
- e) WINTREBERT, P. — *Id.* XVI. La structure dissemblable de la base du crâne chez les Protritonidés et les Urodèles. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXVIII, p. 1081.
- f) WINTREBERT, P. — *Id.* XVII. La valeur phylogénétique de l'arc ptérygo-palatin chez les larves d'Urodèles. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIX, p. 78.
- g) WINTREBERT, P. — *Id.* XVIII. L'origine des Urodèles. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXIX, p. 173.
1921. WINTREBERT, P. — La valeur de l'embryogénie pour la connaissance de la voûte palatine et la recherche de la filiation chez les Urodèles. *Institut Français d'Anthropologie*. Séance de novembre (Voir : *L'Anthropologie*).
1922. a) WINTREBERT, P. — Les rapports entre la structure de la voûte

palatine et les conditions de la vie chez les Salamandridæ. *Congrès de Gand de l'Association des Anatomistes*.

b) L'évolution de l'appareil ptérygo-palatin chez les Salamandridæ. *Bulletin de la Soc. Zoologique de France*. Juin 1922.

1898. WINSLOW, G. M. — The chondrocranium in the Ichthyopsida. Tufts College Studies, n° 5, 147-201, 4 pl.

1918. ZITTEL (BROILI und SCHLOSSER). — Grundzuge der Palæontologie, Abt II, Vertebrata.

ERRATUM

Page 275, 27^e ligne, lire : *Amblystoma punctatum* Grav., au lieu de : *Amblystoma opacum* Grav.

Page 276, 17^e ligne, lire : *Amblystoma punctatum*, au lieu de : *Amblystoma opacum*.

Page 399, 4^e ligne, lire : droit) : 1^o à la fin de la période larvaire (voir description du n° 3) au lieu de n° 4 ; 5^e ligne, lire : 2^o au début de la métamorphose (n° 4) au lieu de (n° 5).

LE CYCLE DE CROISSANCE

DES

COLONIES DE VORTICELLIDES

Introduction

On sait que l'accroissement pondéral d'un organe donné, représenté en fonction du temps, s'exprime presque toujours par une courbe en S; le coefficient d'accroissement par unité de temps est donc variable; d'abord très faible, il passe par un maximum, puis tend vers zéro. En d'autres termes, la croissance d'un organe est limitée ⁽¹⁾.

Avec J. DRAGOIU et M. J. DU VIVIER DE STREEL nous avons cherché, dans le cas d'un organe tel que le poumon fœtal du Mouton, que l'on peut considérer schématiquement comme formé de deux tissus, si le tissu conjonctif et le tissu épithélial possédaient la même loi de croissance, et nous avons constaté qu'il n'en est rien.

Dans ce cas, en effet, il semble bien que le tissu conjonctif s'accroisse, comme l'organe tout entier, suivant une courbe en S satisfaisant à l'équation de Robertson :

$$(1) \quad \log \frac{x}{A - x} = K (t - t_1) \quad (2).$$

Objectivant la comparaison souvent proposée avec certaines réactions chimiques, nous avons supposé que la masse de substance collagène élaborée par les cellules conjonctives, constituait un obstacle croissant à la nutrition et à la croissance de celles-ci.

(1) La croissance totale d'un organisme obéit à une loi analogue, mais dans le cas des Mammifères p. ex. on sait que la courbe générale peut être décomposée en plusieurs courbes élémentaires qui constituent autant de « cycles de croissance »

(2) x étant le poids au temps t , A est le poids final, t_1 le temps correspondant à $\frac{A}{2}$ et K une constante.

En ce qui concerne le tissu épithélial au contraire, nous avons trouvé une courbe en apparence illimitée qui s'exprimerait assez bien, tout au moins dans sa première partie, par l'équation :

$$(2) \quad \log x = at - b.$$

En examinant de plus près les valeurs réelles de x , on constate cependant : 1° que l'accroissement du tissu épithélial dépend, dans une certaine mesure, de l'accroissement de l'organe tout entier et ne s'exprime exactement que par l'équation suivante dans laquelle on introduit le poids total du poulmon P, soit :

$$(3) \quad \sqrt[3]{100 \frac{x}{P}} = at + b$$

ce qui donne :

$$x = At^3P + Bt^2P + CtP + DP$$

et 2°, que cette courbe d'accroissement continu subit en réalité un brusque arrêt, correspondant à une modification profonde des cellules épithéliales, et mettant probablement en évidence l'importance des phénomènes de régulation dans le cas de la croissance fœtale d'un organisme complexe (1).

La question des « cycles de croissance » caractérisés par la courbe en S apparaît donc, chez les organismes supérieurs, singulièrement compliquée par les interactions de tissus et d'organes.

Malgré la complexité des phénomènes de l'histogenèse, on peut, considérant le cycle de croissance d'un organe ou d'un individu, se demander quelle est la part qui revient aux interactions de cellule à cellule et de tissu à tissu, et celle qui revient à la cellule elle-même, à sa capacité propre d'évolution. Les récentes recherches, effectuées sur des cellules libres telles que les Infusoires ciliés, permettent ici d'espérer quelques résultats.

On sait en effet que la notion d'un *cycle vital*, se terminant par la sénescence et la mort lorsque aucun phénomène sexuel tel que la conjugaison n'intervient, a dû être abandonnée, et que les magnifiques résultats des travaux de MAYR ont dû rece-

(1) Cette transformation, que nous avons comparée à une métamorphose, se produit en effet au moment même où d'autres organes tels que le pancréas et le foie subissent d'importantes transformations histophysiologiques comme l'a montré ARON.

voir une autre interprétation ; mais les travaux de GREGORY, WOODRUFF, etc. démontrent l'existence, chez les Infusoires, de variations rythmiques, indépendantes des conditions du milieu, dans l'intensité des phénomènes de la division ; et par dessus ce rythme, qui dépend uniquement semble-t-il de phénomènes cellulaires internes, WOODRUFF et BAITSELL ont découvert un cycle, caractérisé par un remaniement profond de l'appareil nucléaire, par les phénomènes d'*endomixie*. Bien que les recherches de ROBERTSON tendent à montrer l'existence d'une « substance X » sécrétée par les Infusoires et capable d'agir sur les « catalyseurs de croissance », il semble que ces rythmes et ces cycles soient indépendants non seulement des conditions de milieu, mais encore des relations intercellulaires. Or les variations périodiques de l'activité de la division peuvent être comparées à des « cycles de croissance ».

Certains Infusoires coloniaux se présentent dans des conditions particulièrement favorables à l'étude analytique de ces cycles.

En effet, si l'on considère une colonie de *Zoothamnium* ou d'*Epistylis*, on doit remarquer : 1° que les divers individus dont elle est constituée ne présentent entre eux que des rapports de continuité plus ou moins directe ; et 2° que la masse totale des individus étant très petite ⁽¹⁾ par rapport au milieu liquide incessamment renouvelé, ne peut modifier celui-ci suffisamment pour en subir le contre-coup. Cependant la croissance de ces colonies est toujours limitée et ne dépasse guère huit à dix générations, quel que soit le mode d'existence de l'espèce considérée.

D'autre part, le simple examen d'une de ces colonies et des ramifications dichotomiques du pédicule nous donne la généalogie exacte de chaque individu monocellulaire de génération *n*, et il est possible de suivre avec une précision schématique la descendance d'un individu quelconque pendant le développement de ladite colonie.

On peut donc suivre parallèlement chaque lignée, non seulement en ce qui concerne la croissance et la multiplication de la masse protoplasmique (les différents individus étant généralement égaux), mais encore en ce qui regarde l'accroissement de la masse sécrétée constituant le pédicule.

(1) Les Vorticellides coloniales habitent généralement des eaux courantes ou renouvelées ou bien encore se trouvent fixées sur des organismes mobiles tels que des Insectes aquatiques par exemple.

I. -- Croissance de la masse cellulaire

Si nous considérons une colonie de Vorticellides quelconque, nous pouvons, par le seul examen des ramifications dichotomiques du pédicule commun, déterminer le nombre exact des divisions cellulaires, ou, ce qui revient au même, le nombre exact des individus formés par bipartition à chaque génération.

Si nous prenons un individu comme unité de poids, et une génération comme unité de temps, nous pouvons construire avec des valeurs numériques comparables pour des espèces différentes la courbe de croissance de la masse cellulaire totale de la colonie. Plusieurs cas peuvent être distingués.

A. — Colonies dichotomiques régulières.

Ce cas est fréquent chez les *Epistylis* et les *Zoothamnium*.

Tous les individus se divisent régulièrement et l'on peut admettre en conséquence que dans l'espace d'une génération la masse cellulaire est doublée; l'accroissement du nombre total des individus ou du poids cellulaire total se fait donc suivant une progression géométrique dont la raison est 2. Considéré en fonction du temps cet accroissement donne une courbe logarithmique telle que :

$$(2) \quad \log x = at - b.$$

Un tel mode d'accroissement est donc *en apparence* illimité; on le rencontre chez *Epistylis plicatilis*, *Campanella umbellaria*, *Zoothamnium parasita*, etc.

B. — Colonies dichotomiques inégales.

Un cas typique est fourni par l'*Epistylis arenicola*. La colonie peut atteindre 8 générations mais il existe en quelque sorte une lignée principale suivant laquelle chaque division sépare deux individus à descendance inégale, l'un donnant un nouveau tronçon axial et l'autre un rameau latéral ou de deuxième ordre moins développé; la première ou la deuxième division sur un

rameau latéral donne à son tour naissance à deux individus dont l'un ne se divise pas et donne seulement un petit rameau pédoneculaire de troisième ordre, tandis que l'autre continue le rameau de deuxième ordre, se divise et donne naissance à deux individus, l'un ne se divisant pas et l'autre se divisant encore.

Le nombre des générations fournies par les rameaux latéraux ou de deuxième ordre diminue graduellement à mesure que ceux-ci appartiennent à des générations plus élevées; il est toujours inférieur à celui fourni par le segment correspondant de la lignée principale (fig. 1).

L'augmentation du nombre total des individus n'est pas régulière dans ce cas; elle peut d'ailleurs différer légèrement d'une colonie à l'autre, mais l'exemple suivant peut être donné comme assez typique :

Générations.	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Nombre total des individus . . .	2	4	8	14	21	27	32	33

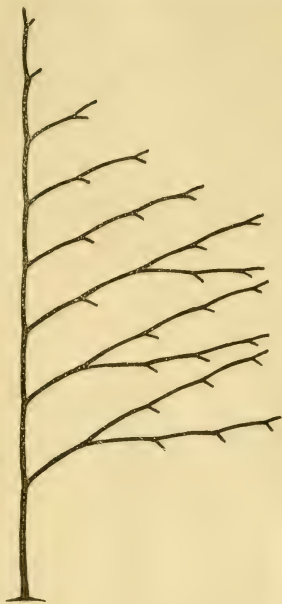


Fig. 1. — *Epistylis arenicolæ* (Sp. nov.). Schéma d'une colonie.

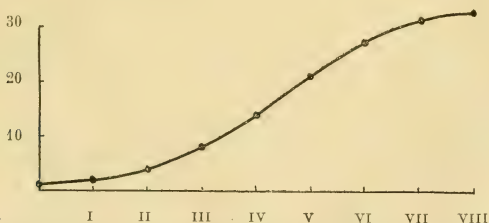


Fig. 2. — *Epistylis arenicolæ* (Sp. nov.). Courbe de croissance protoplasmique. Les générations sont portées en abscisses, le nombre des individus en ordonnées.

Ces chiffres montrent que, si l'on prend une génération comme unité de temps, la courbe de croissance totale dessine un S (fig. 2), l'augmentation du nombre des individus passant par un maximum de la IV^e à la V^e génération et tendant ensuite vers une limite. C'est précisément la forme des courbes de croissance qui relèvent de l'équation de ROBERTSON :

$$(1) \quad \log \frac{x}{A - x} = K (t - t_1).$$

L'*Epistylis Perrieri* montre un autre cas de croissance cellu-

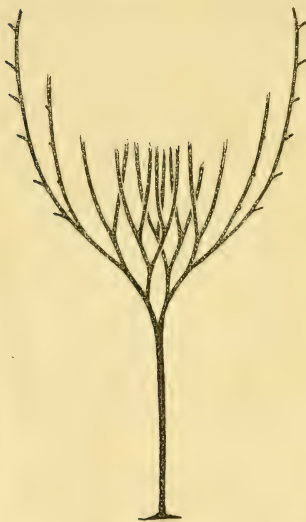


Fig. 3. — *Epistylis Perrieri*. Schéma d'une colonie.

laire. Chez cette remarquable espèce (fig. 3) les quatre ou cinq premières générations donnent des dichotomies régulières et la courbe de croissance est d'abord une courbe logarithmique du type (2) (fig. 4); mais il ne se différencie pas un rameau principal, et aux générations suivantes c'est chaque branche déjà formée qui devient une lignée principale, de laquelle se détache à chaque division un rameau de second ordre portant un individu qui ne se divise plus; l'augmentation du nombre des individus suit dès lors une progression arithmétique qui, tracée en fonction du temps,

donne une droite en apparence indéfinie; c'est ce que montrent les chiffres de l'exemple suivant :

Génération	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Nombre total des individus.	2	4	8	16	26	40	56	72	88	104	120

Chez *Carchesium polypinum* nous trouvons un cas intermédiaire entre les deux précédents; il se forme plusieurs lignées principales d'ailleurs inégales (fig. 5). Le nombre total des indi-

vidus varie diversement d'une colonie à l'autre, mais la courbe de croissance est en S (fig. 6) et indique la tendance vers une limite après une période de croissance maxima comme le montre l'exemple suivant qui se rapporte à une petite colonie :

Générations	I	II	III	IV	V	VI	VII
Nombre total des individus	2	4	8	13	22	28	29

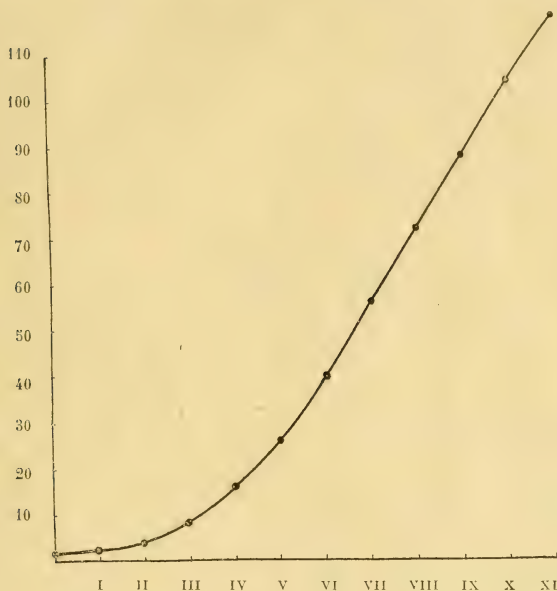


Fig. 4. — *Epistylis Perrieri*. Croissance protoplasmique.

Dans les trois exemples précédents nous avons continué d'admettre par convention, pour le tracé des courbes, que l'intervalle de temps compris entre deux divisions sur une lignée quelconque demeure constant, une génération étant prise comme une unité ; il est possible que cette affirmation soit inexacte. En effet, si l'on évalue la durée d'une colonie en générations, il faudrait admettre que le temps n'a pas la même valeur pour les différents individus qui la composent puisque dans un même intervalle et toutes conditions égales d'ailleurs, les uns continuent de s'ac-

croître et de se diviser tandis que les autres semblent frappés d'un arrêt de développement.

Ce résultat paradoxal nous oblige donc à admettre que l'accroissement des différents individus n'est pas nécessairement le même dans l'unité de temps, qu'il peut devenir presque nul pour quelques-uns, et que, *dans l'ensemble*, le coefficient de croissance individuel diminue progressivement avec l'âge de la colonie.

Des mesures faites en temps réels donneraient peut-être



Fig. 5. — *Carchesium polypinum*. Schéma d'une colonie.

d'ailleurs un résultat global analogue avec les colonies régulièrement dichotomiques, dont la croissance devrait être, *en apparence*, indéfinie.

En d'autres termes, si nous mesurons l'accroissement de la masse cellulaire totale d'une colonie de Vorticellide en fonction du temps réel, *il serait possible que dans tous les cas* nous trouvions une courbe en S, comparable à une période du rythme de WOODRUFF et BAITSELL.

Si, au contraire, nous nous contentons d'estimer la durée,

toujours limitée d'ailleurs, de ces mêmes colonies par le nombre des générations, nous trouvons des croissances logarithmiques d'allures indéfinies, et d'autres, de forme plus complexe, tendant vers une limite. Nous retrouvons ainsi les deux types de croissance que l'on peut rencontrer chez les tissus embryonnaires d'animaux supérieurs, mais nous saisissons une des modalités de l'un de ces types.

En effet, chez les colonies où la croissance cellulaire s'effectue suivant l'équation (1), nous voyons que deux cellules sœurs nées d'une même bipartition n'ont pas nécessairement la même valeur; que l'une peut s'accroître plus vite que l'autre; que l'une peut s'accroître comme la cellule mère initiale et se diviser ensuite, alors que l'autre peut ne pas s'accroître du tout et ne

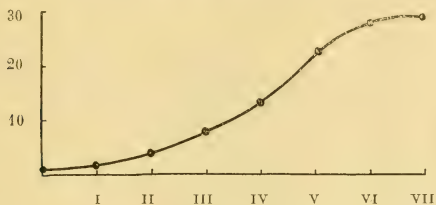


Fig. 6. — *Carchesium polypinum*. Croissance protoplasmique.

pas se diviser; c'est alors la proportion croissante des individus dépourvus d'accroissement propre qui fait tendre la croissance totale de la colonie vers une limite, et qui permet de considérer la colonie toute entière comme l'expression objective d'un « cycle de croissance » cellulaire.

II. — Croissance de la masse sécrétée (pédicule).

Le pédicule des Vorticellides est essentiellement constitué par une substance solide, très résistante à l'action des bases fortes, se présentant sous la forme de tiges ou de longues baguettes réunies en un faisceau cylindrique ou tubulaire, et sécrétée par la région postérieure de l'individu, au niveau d'une bordure en brosse circulaire que j'ai décrite sous le nom de « scopula ».

La nature de cette substance est indéterminée ; elle a été comparée à de la chitine (FAURÉ-FREMIET) tandis que SCHRÖDER la considère comme albuminoïde. C'est la même substance, ou une autre très analogue, qui sécrétée cette fois par la région antérieure du corps, au-dessous de la collerette, constitue les coques des *Vaginicola*, *Cothurnia*, etc.

La substance du pédicule est colorable par le rouge Congo ; lorsque la sécrétion a lieu dans une solution de ce colorant, non toxique, la partie sécrétée prend une teinte tout particulièrement intense ; cette particularité permet de démontrer, dans le cas du pédicule, que la zone de sécrétion est au contact immédiat de la « scopula » et que l'accroissement du pédoncule se fait uniquement en ce point.

Le diamètre du pédicule représente d'autre part le diamètre de la scopula.

Dans le cas où le pédicule est contractile, les tigelles de substances chitinoïdes forment un faisceau annulaire, un tube, dont la lumière centrale est occupée par un prolongement du corps cellulaire plus ou moins différencié, et de structure plus ou moins complexe. Le fait général de la sécrétion d'une substance inerte s'accroissant uniquement au niveau de la scopula demeure la règle dans ce cas.

Si l'on examine les diverses ramifications successives d'un même pédicule colonial, on constate que chaque segment compris entre deux divisions dichotomiques peut différer du précédent par son diamètre, sa longueur et sa densité apparente. On en peut conclure que la substance pédiculaire n'est point sécrétée de manière quantitativement constante par les individus de diverses générations successives : nous distinguerons ici encore plusieurs cas.

A. — *La densité apparente du pédicule diminue progressivement.*

Ce cas est extrêmement fréquent chez les *Epistylis* et les *Opercularia*. La souche pédiculaire et les branches des premières dichotomies sont formées par une substance compacte, absorbant très fortement le rouge Congo (fig. 7), souvent opaque ou naturellement colorée en jaune brunâtre. Les branches de III^e et IV^e générations sont plus claires ; celles des dernières géné-

rations sont absolument transparentes, à peine colorables, et la striation longitudinale, traduisant l'existence d'un faisceau de fibres ou de tigelles, peut disparaître entièrement ; les branches ultimes sont alors constituées par une simple gaine résistante entourant une substance très hydratée ⁽¹⁾.

Comme il ne semble pas exister au point de vue microchimique de différence qualitative essentielle entre la substance qui constitue les branches basilaires ou terminales du style, on peut admettre que la quantité de substance solide diminue progressivement ; les mesures étant impossibles, nous dirons seulement que la « densité apparente » du pédicule diminue peu à peu.



Fig. 7. — Pédicule d'*Epistylis parasita* (Var). coloré par le rouge Congo.

Chez les diverses espèces qui se rangent dans cette première catégorie la croissance totale du pédicule peut être directement proportionnelle au nombre des dichotomies, la longueur moyenne de chaque branche variant très peu ; elle peut aussi être plus rapide, la longueur des branches augmentant nettement pour les avant-dernières générations. Si les dichotomies sont régulières on aura, en nommant L la longueur totale des éléments pédiculaires et l la longueur moyenne des branches de chaque génération :

$$L = l + 2l' + 4l'' + 8l''' + 16l'''' \text{ etc.}$$

(1) L'alcool fort contracte et déforme ces extrémités pédiculaires.

Si d'autre part le diamètre ne varie pas, on pourra prendre les valeurs de L à chaque génération pour construire la courbe de croissance du pédicule tout entier.

L'*Epistylis plicatilis* donnerait alors la courbe ci-jointe (fig. 8)

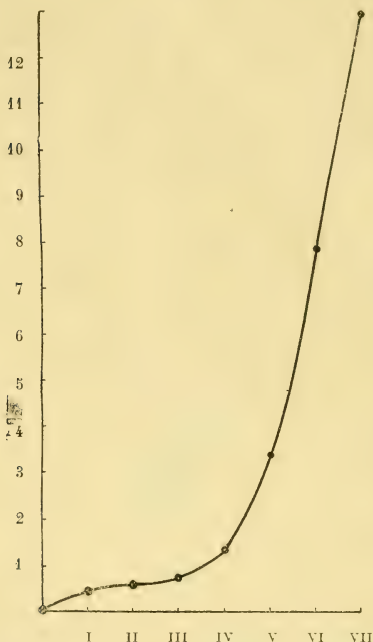


Fig. 8. — *Epistylis plicatilis*. Croissance de la masse pédonculaire.

montrant un accroissement volumétrique de plus en plus rapide, correspondant assez bien à l'expression :

$$(4) \quad V = Gn^3$$

si l'on appelle V le volume pédonculaire total, et G une génération de nombre n ; mais on peut estimer que, en réalité, la masse de substance pédiculaire sécrétée augmente d'abord rapidement pour diminuer ensuite et tendre vers une limite, la courbe d'accroissement devenant ainsi une courbe en S.

B. — *Le diamètre du pédicule diminue progressivement.*

Ce cas se présente avec les grands *Epistylis* : *E. Perrieri*, *E. galea*, *Campanella umbellaria*, etc. et chez les *Zoothamnium Cienkowski* : *arbuscula*, *parasita*, etc.

Chez *Campanella*, cette décroissance de diamètre est particulièrement sensible, car le style est creux ; or, tandis que le diamètre extérieur diminue, le diamètre intérieur, celui de la lumière augmente. La surface de section occupée par les tigelles chitinoïdes peut alors diminuer, entre la base du style et les dernières dichotomies, dans le rapport de 2,2 à 1,0 (fig. 9).

Dans ce cas, même si la longueur de chaque branche du

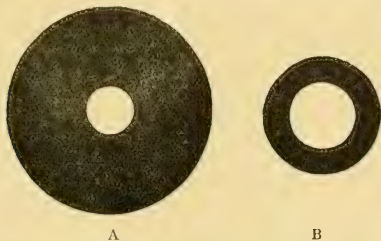


Fig. 9. — *Campanella umbellaria*. A) Section du pédicule basilaire.
B) Section d'un rameau pédiculaire terminal.

pédicule varie très peu d'une génération à l'autre, l'accroissement de la masse totale n'est plus directement proportionnel au nombre des dichotomies ; cet accroissement, figuré en fonction du nombre des générations s'élève d'abord rapidement, mais au lieu de continuer suivant une courbe logarithmique, il tend vers une droite.

La diminution de l'épaisseur du pédicule ne peut pas être indéfinie et la courbe de croissance totale du style est limitée par cette impossibilité.

C. — *Le diamètre et la longueur des branches pédiculaires diminuent progressivement.*

Un certain nombre d'*Epistylis* et d'*Opercularia* rentrent dans cette catégorie. L'accroissement de la masse totale du style

ramifié est d'abord rapide ; il se ralentit ensuite progressivement, et s'exprime à peu près, en fonction du nombre de générations, par une ligne à double courbure, par une courbe en S.

Un cas très remarquable est fourni par l'*Opercularia racemosa*. Chez cette forme régulièrement dichotomique, les premières divisions donnent naissance à quatre ou huit lignées à croissance pédiculaire maxima ; toutes les lignées séparées de celles-ci par bipartition ayant une croissance pédiculaire de plus



Fig. 40. — *Opercularia racemosa*. Schéma d'un rameau.

en plus faible, chaque division sépare toujours deux individus dont l'un secrète une branche pédiculaire moins longue que celle de l'autre, et, si l'on étalait dans un plan (fig. 10) toutes les ramifications d'une de ces branches principales, on obtiendrait d'un côté une lignée à croissance maxima, de l'autre une lignée à croissance minima et, entre deux, tous les intermédiaires. Etant donné la régularité de cette décroissance, on peut déterminer la longueur moyenne des branches du pédicule pour chaque génération, et multiplier celle-ci par la surface de section correspondante. On obtient ainsi les éléments néces-

saires pour connaître les variations successives de la masse pédiculaire totale. Dans ces conditions, la courbe de croissance en fonction du nombre des générations est encore une ligne à double courbure, en forme de S. L'accroissement moyen augmente d'abord assez rapidement, puis il se ralentit peu à peu et tend vers une limite (fig. 11).

D. — *Le pédicule se ramifie par dichotomies incomplètes ou inégales.*

Nous retrouvons ici le cas déjà étudié pour les espèces qui donnent une lignée principale et des rameaux secondaires de deuxième et de troisième ordre, ces derniers portant des individus qui ne se divisent plus.

La courbe de croissance totale du style, difficile à déterminer numériquement, semble bien être encore dans ce cas une ligne à double courbure, l'accroissement moyen passant par un maximum et tendant ensuite vers une limite.

En résumé, la courbe de croissance totale du pédicule, tracée en fonction du nombre des générations, varie beaucoup suivant l'espèce considérée.

Mais si l'on tient compte de la densité de ce pédicule à ses divers étages, on peut admettre que d'une manière absolument générale, la croissance augmente d'abord assez rapidement, puis se ralentit et s'arrête ; il existe donc un cycle de sécrétion en ce qui concerne la substance du pédicule.

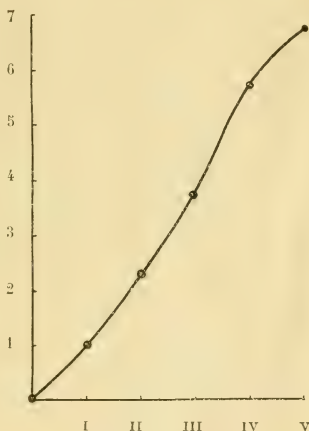


Fig. 11. — *Opercularia racemosa*. Croissance de la masse pédonculaire.

III. — Interprétation des faits.

Les faits précédents montrent que la durée d'une colonie de Vorticellides est limitée, et que son développement peut s'exprimer par un cycle de sécrétion pédonculaire, et par un cycle de croissance cellulaire ou, si l'on veut, protoplasmique. Lorsque la croissance de la colonie arrive à son terme, et parfois même avant cela, des individus se séparent du pédicule commun, mènent quelque temps une vie libre, et vont se fixer ailleurs et fonder une nouvelle colonie. Nous reviendrons tout à l'heure sur les caractères cytologiques de ces individus migrants.

A. — *Le cycle de sécrétion pédiculaire.*

Chez certaines espèces telles que *Campanella umbellaria*, on constate, lorsque un individu migrateur se prépare à quitter son pédicule colonial, l'apparition dans la région postérieure du corps, au-dessus de la *scopula*, de granulations particulières. Très colorables, assez résistantes, tout à fait distinctes de certaines substances lipoides de réserve qui peuvent apparaître de temps à autre, ces granulations peuvent être comparées à des « grains de sécrétion ». Ces grains disparaissent après la fixation de l'individu migrateur; on n'en retrouve jamais chez les individus des diverses générations suivantes tant qu'ils demeurent fixés (fig. 12).

Il est possible que ces « grains de sécrétion » soient en rapport avec la sécrétion du pédicule; il est certain qu'ils ne sont pas constitués par la substance pédiculaire elle-même; on peut donc faire l'hypothèse qu'ils représentent une substance active, un ferment ou proferment. Leur apparition exprimerait donc la « mise en charge » de l'individu sécréteur tout à fait comparable à celle d'une cellule glandulaire (¹).

Mais cette mise en charge n'a lieu qu'au début de la formation de la colonie; c'est donc un phénomène périodique qui ne se reproduit qu'après un certain nombre de générations. La

(¹) Le chondriome ne semble jouer aucun rôle dans l'élaboration de ces grains.

substance active supposée, formée par l'individu migrateur souche de la colonie, suffirait donc pour l'élaboration de toute la masse de substance, chitine ou autre, constituant le pédicule colonial.

Si l'on poursuit cette hypothèse, il faut admettre que la quantité initiale de substance active supposée invariable, est en quelque sorte *diluée* au fur et à mesure de la multiplication des individus, dans une masse protoplasmique de plus en plus grande. En d'autres termes sa concentration diminuera pendant toute la durée du cycle de croissance cellulaire, et pour



Fig. 12. — *Campanella umbellaria*. Coupe de la région basale d'un individu migrateur montrant les « grains de sécrétion ».

chaque individu la masse de substance active diminuera de moitié après chaque division. Si nous désignons par Q_0 la masse initiale de substance active, la masse Q pour un individu de génération n sera donnée, dans le cas d'une division régulièrement dichotomique par la relation :

$$(5) \quad \log Q = Q_0 - KGn.$$

Inversement, la masse totale de substance *transformable* soumise à l'action du ferment supposé peut s'accroître proportionnellement à la quantité des substances ingérées, c'est-à-

dire proportionnellement au nombre des individus, ou suivant une équation de la forme

$$(2) \quad \log Q = KGn - b$$

cette masse de substance transformable demeurant sensiblement constante pour chaque individu.

Il se peut alors, jusqu'à ce que la dilution de la substance active atteigne une certaine valeur, que cette substance soit en excès par rapport à la masse transformable, et la masse formée croîtra comme cette dernière à chaque génération ; mais la masse de la substance active interviendra lorsque pour une dilution plus grande, c'est la substance transformable qui se trouvera en excès ; la masse formée pourra donc décroître à chaque génération à partir de ce stade. Il apparaît ainsi que la sécrétion de la substance formée, chitine ou autre, qui constitue le pédicule présentera un maximum, et que la courbe de croissance du pédicule colonial devra être représentée par une courbe en S de la forme (1), ce qui est conforme aux faits cités plus haut.

Le cas de l'*Opercularia racemosa* signalé au paragraphe C demande un complément d'interprétation ; on a vu en effet que dans les colonies de cette espèce, les diverses lignées cellulaires ont un pouvoir sécréteur différent, et que chaque division sépare deux cellules dont l'une forme une branche pédiculaire plus longue que celle formée par l'autre. On est donc tenté d'admettre que, toutes choses étant égales d'ailleurs, le partage de la masse de substance active ne s'est pas fait également entre les deux cellules issues de chaque bipartition ; la division cellulaire serait donc inégale.

B. — *Le cycle de croissance cellulaire.*

L'hypothèse d'une substance active produite à l'origine de la colonie et progressivement diluée dans une masse protoplasmique croissante pourrait être appliquée à quelque autre substance, ferment digestif par exemple, dont l'action sur les ingesta pourrait diminuer à partir d'une certaine dilution. Il est cependant probable que les conditions qui régissent et limitent le cycle de croissance cellulaire sont beaucoup plus complexes ;

d'ailleurs, l'étude du cycle de croissance cellulaire demanderait à être précisée non plus en fonction du nombre des générations mais en fonction du *temps* réel. J'insisterai seulement ici sur l'inégale aptitude à la division de deux individus issus d'une même bipartition.

Si nous reprenons l'exemple de l'*Epistylis arenicola*, dont la colonie montre une lignée principale, de laquelle se détache à chaque génération un rameau, et si nous caractérisons par le nombre de ses descendants chaque individu formé sur la lignée principale par bipartition, nous obtenons par exemple le schéma suivant :

$$\text{Individu initial} = 35 \swarrow 8 \swarrow 8 \swarrow 7 \swarrow 4 \swarrow 3 \swarrow 2 \swarrow 1$$

Chaque bipartition sépare donc sur la lignée principale deux individus dont la « puissance de multiplication » est différente.

La même remarque peut être faite à l'égard des rameaux qui pourront nous donner les schémas suivants :

$$\begin{array}{l} \text{1}^{\text{er}} \text{ rameau } 8 \begin{array}{l} \swarrow 4 \swarrow 1 \swarrow 1 \swarrow 1 \\ \swarrow 4 \swarrow 3 \swarrow 2 \swarrow 1 \\ \swarrow 1 \swarrow 1 \swarrow 1 \end{array} \\ \\ \text{3}^{\text{e}} \text{ rameau } 7 \begin{array}{l} \swarrow 1 \swarrow 3 \swarrow 1 \swarrow 1 \\ \swarrow 6 \swarrow 3 \swarrow 2 \swarrow 1 \\ \swarrow 1 \swarrow 1 \end{array} \\ \\ \text{4}^{\text{e}} \text{ rameau } 4 \begin{array}{l} \swarrow 1 \swarrow 1 \swarrow 1 \\ \swarrow 3 \swarrow 2 \swarrow 1 \end{array} \end{array}$$

On doit admettre, la taille des différents individus étant sensiblement constante, que la « puissance de multiplication » d'un individu donné exprime la « puissance d'accroissement » de sa masse protoplasmique. On peut alors résumer sous une autre forme les faits précédents en disant :

1° que l'accroissement à partir d'un individu donné est toujours limité,

et 2° que, à chaque division, la « puissance d'accroissement »

peut être inégalement partagée entre deux individus d'apparence semblable.

C. — *Les divisions cellulaires au cours du « cycle de croissance » d'une colonie de Vorticellides.*

La discussion des faits précédemment exposés fait songer, aussi bien en ce qui concerne l'accroissement de la masse protoplasmique totale qu'en ce qui concerne l'accroissement de la masse sécrétée du pédicule colonial, à l'existence d'un ou de plusieurs « facteurs » actifs présents dès l'origine, pouvant se diluer dans la masse protoplasmique au cours de son accroissement total, et pouvant se partager inégalement au cours d'une bipartition cellulaire.

L'examen attentif des divers individus d'une colonie et des différents stades de la division n'apporte pas de renseignements bien précis sur les divisions en quelque sorte « différentielles » qui séparent deux individus de valeur inégale. Il semble bien cependant que, dans quelques cas particuliers, certains détails cytologiques viennent illustrer cette supposition.

Chez des Vorticellides non coloniales, telles que les *Lagenophrys*, la division sépare deux individus dont l'un demeure dans la thèque primitive, tandis que l'autre, pourvu d'une ceinture ciliée locomotrice, émigre et va se fixer et sécréter une autre thèque ailleurs. Or cet individu migrateur présente dans son cytoplasma des granulations particulières colorables *in vivo*, et, d'autre part, le macronucleus ne se partage pas également entre les deux individus, filles, car l'une de ses moitiés, de forme un peu différente, est moins riche en nucléoles que l'autre.

Chez les Vorticellides coloniales, on peut observer, lorsqu'il existe une lignée principale, quelque chose d'analogue. Chez le *Zoothamnium Cienkowski* décrit par MöBUS et que j'ai observé au Croisic, la multiplication des individus se fait à très peu de choses près comme chez l'*Epistylis arenicola* ; mais il semble que chaque division survenant sur la lignée principale sépare deux individus dont l'un, celui précisément qui continuera cette lignée, possède un macronucleus un peu plus gros que l'autre, lequel donnera un rameau latéral et une des-

ceendance plus limitée. Le rapport nucléoplasmique pourrait donc être différent chez ces deux individus ; malheureusement la difficulté des mesures sur un noyau en forme de boudin arqué rend cette hypothèse difficilement vérifiable.

IV. — Fermeture du cycle et reproduction de la colonie.

On sait que, chez les Vorticellides coloniales, un individu peut quitter son pédicule après avoir acquis une ceinture ciliée sub-équatoriale dite « ceinture locomotrice ». Ce phénomène peut se produire à un moment quelconque sous l'influence d'une cause externe venant par exemple modifier les conditions de milieu (aération insuffisante par exemple, etc.) ; mais il peut aussi se produire spontanément.

Ce sont ces individus migrants qui assurent la multiplication de l'espèce et la formation de colonies nouvelles lorsque la colonie arrive au terme de sa croissance. C'est précisément chez ces individus migrants que l'on peut observer dans le cas de certaines espèces, telles que *Campanella umbellaria*, l'apparition, dans la région postérieure du corps de l'individu, des « grains de sécrétion » cités plus haut.

Chez *Zoothamnium Cienkowskii* et *Z. arbuscula*, on observe, le plus souvent au voisinage de l'axe principal, de gros individus que quelques auteurs ont confondus avec des macrogamètes ; MÖBIUS a montré que ce sont des individus



Fig. 43. — *Zoothamnium Cienkowskii*. Schéma d'une colonie avec les macrozoïdes.

migrateurs, c'est-à-dire des individus reproducteurs mais non sexués, que l'on peut nommer « macrozoïdes ».

Chez *Z. Cienkowski*, les macrozoïdes se forment par la croissance sans division d'individus qui au nombre de un, deux ou quatre, constituent à eux seuls un court rameau de second ordre, ou d'individus situés à l'aisselle d'un rameau normal de deuxième ordre. Ce sont presque toujours des individus de troisième ou quatrième génération au moins ; généralement d'autres macrozoïdes se forment plus haut, deux ou trois générations après.

Les macrozoïdes ne sécrètent jamais qu'un très court rameau pédiculaire, et leur position à l'aisselle d'un rameau de second ordre, ou sur l'axe principal, mais à peu de distance au-dessus de l'un de ces rameaux, indique qu'ils résultent d'une bipartition survenue très rapidement après la précédente : l'existence de groupes de deux, ou de rosettes de quatre macrozoïdes, montre que l'individu primitif peut encore se diviser une ou deux fois, mais jamais davantage. Le volume d'un macrozoïde atteint environ quatre fois le volume d'un individu ordinaire ; le macronucleus s'accroît dans une proportion bien plus considérable et forme un boudin contourné de fort diamètre ; la relation nucléoplasmique est donc sensiblement plus forte ⁽¹⁾ chez les macrozoïdes que chez les individus ordinaires ; le micronucleus au contraire ne semble pas varier.

Au moment où les macrozoïdes quittent la colonie, leur forme se modifie profondément, et devient discoïde ; la ceinture locomotrice est très développée. Toutes les inclusions alimentaires sont expulsées, le cytoplasma est clair sauf dans la région postérieure finement granuleuse ; la vésicule contractile est volumineuse et entourée de plusieurs vacuoles adventices ; on constate enfin que la scopula s'est beaucoup élargie et que son diamètre atteint environ 17 μ , c'est-à-dire le diamètre ordinaire de la base d'un pédicule colonial.

La durée de la vie libre menée par l'individu migrant n'est pas connue, mais il est certain que, en se fixant, le macrozoïde devient la souche d'une nouvelle colonie.

Il serait tout particulièrement intéressant de savoir quelles

(1) Rappelons que les mesures exactes sont rendues impossibles par la forme du macronucleus.

transformations physico-chimiques accompagnent la formation des macrozoïdes ; les résultats de quelques essais micro-chimiques sont demeurés négatifs. Quoi qu'il en soit, les faits observés chez *Campanella umbellaria* et *Zoothamnium Cienkowskii* montrent que, en dehors des divisions différentielles qui existent chez certaines espèces, la formation des individus migrants peut être caractérisée par d'importantes modifica-



Fig. 14. — *Zoothamnium Cienkowskii*. Un individu ordinaire et un macrozoïde en voie de croissance. Aspect du macronucleus et du micronucleus.

tions ; il est d'ailleurs possible que ce phénomène soit beaucoup plus général que nos moyens d'observation ne le font supposer.

V. — Conclusion.

Comment faut-il interpréter l'apparition des individus migrants au cours du cycle de croissance d'une colonie de Vorticellides ?

Nous pouvons résumer l'ensemble des faits exposés ici en disant que la croissance totale d'une colonie est limitée, et s'effectue, le plus généralement, suivant une courbe en S typique

(équation de ROBERTSON). Dans ces conditions, nous pouvons interpréter la vie d'une colonie comme un « cycle de croissance ».

Les relations intercellulaires, ou l'action réciproque des différents individus les uns sur les autres, pouvant être considérées comme négligeables dans une telle colonie, nous avons estimé d'autre part que les raisons de ce cycle de croissance doivent être cherchées dans les phénomènes protoplasmiques, intracellulaires par conséquent.

Un premier point doit être retenu ; pendant toute l'évolution d'une colonie, l'alimentation de chaque individu se poursuit d'une manière constante aux dépens d'un milieu qui peut être considéré comme inépuisable en raison de sa grande masse. On n'aurait donc aucune raison de chercher la cause d'un ralentissement de la croissance dans une variation de la quantité d'énergie chimique utilisable (¹).

C'est donc le pouvoir d'utilisation de l'énergie extérieure qui diminue progressivement pour chaque individu.

Nous avons fait l'hypothèse, en ce qui concerne la sécrétion du pédicule, que l'individu migrateur, élément initial d'un cycle de croissance, possède une certaine masse d'un corps actif, tel qu'un ferment capable de réaliser la synthèse de la substance pédonculaire ; cette masse étant partagée également ou inégalement entre les nouveaux individus à chaque division se dilue progressivement dans une masse protoplasmique croissante. On peut supposer que la masse présente dans l'individu initial est en excès par rapport aux substances transformables, tandis que, chez un individu de génération n , ce sont les substances transformables qui seront en excès par rapport à la petite fraction restante de la substance active. La masse de substance *produite* devra donc croître d'abord proportionnellement à la masse de substance transformable, puis à partir d'une certaine limite, proportionnellement à la masse de substance active ; la courbe représentative sera bien en forme de S, l'accroissement d'abord progressif tendant vers une limite après avoir passé par un maximum.

(¹) Rappelons ici que le problème se pose différemment quand on étudie les premiers stades de développement d'un œuf considéré comme un système fermé, renfermant une quantité déterminée d'énergie chimique (réserves vitellines) qui se dégrade régulièrement au cours des processus respiratoires.

La même hypothèse peut être faite pour expliquer la synthèse progressive de la matière vivante, c'est-à-dire l'accroissement protoplasmique ; cependant aucune base expérimentale ne permet d'étayer ces suppositions. Nous pouvons alors rendre compte des faits tout en éliminant les hypothèses sur la nature du « pouvoir d'utilisation » de l'énergie extérieure, en considérant globalement ce pouvoir comme une quantité finie Q , existant chez l'individu initial et partagée à chaque génération de sorte que un individu de génération Gn en possède une fraction ⁽¹⁾ Qn donnée par la relation (5) :

$$\log Qn = Q_0 - KGn.$$

La dilution progressive de Q dans une masse protoplasmique croissante, ou ce qui revient au même sa réduction progressive dans chaque individu de génération nouvelle, rend bien compte de la croissance totale limitée d'une colonie, c'est-à-dire de cette sorte de *dégradation* qui caractérise un cycle. Le début d'un cycle nouveau, c'est-à-dire la formation, la différenciation de chaque individu migrateur, constitue inversement une phase de *récupération*, et il faut admettre d'après ce qui a été dit que cette « récupération » de Q est un phénomène essentiellement discontinu.

Il est possible de se représenter les causes protoplasmiques d'un cycle de croissance sous un jour tout différent, en considérant la notion des constantes cellulaires établie par MAYER et SCHAEFFER.

On sait, d'après les travaux de ces auteurs, que les valeurs quantitatives d'un certain nombre de constituants cellulaires (p. ex. eau, acides gras, cholestérine, etc.) sont en rapports numériques constants avec la masse totale de la cellule considérée. Ces rapports sont caractéristiques pour une espèce cellulaire donnée (pratiquement pour un *tissu donné*) ; ce sont des constantes caractéristiques étroitement liées entre elles.

Mais l'étude expérimentale des premiers phénomènes du développement de l'œuf a montré d'autre part que la composition d'une cellule varie au cours des phénomènes de la division ; il existe en un mot un « cycle cellulaire » compris entre

(1) Dans le cas d'un partage égal de Q à chaque division ; le partage inégal qu'il faut admettre dans certains cas complique seulement cette relation.

deux divisions successives, et caractérisé par des variations périodiques de la composition physico-chimique cellulaire.

Les constantes de MAYER et SCHAEFFER ne sont donc, bien entendu, que des valeurs moyennes caractéristiques d'une quantité de tissus constituée ordinairement par ± 1 à 15.10^8 éléments cellulaires ⁽¹⁾.

Leur existence signifie que les variations de la composition qui accompagnent un cycle cellulaire sont comprises entre certaines limites bien définies, et se reproduisent avec une fréquence déterminée. Elles représentent bien un « état d'équilibre » statistique.

L'équilibre défini par les constantes cellulaires est caractéristique d'un tissu à l'état adulte et l'étude des tissus en voie de développement (poumon fœtal par exemple) montre au contraire une variation continue de la composition de ces tissus. Dans un tissu en voie de développement ou de différenciation il n'y a plus de constante cellulaire que si l'on considère séparément chaque point de ce développement ; en d'autres termes, une série continue d'équilibres successifs se réalise pendant toute la durée d'un cycle.

Il est logique d'étendre cette notion au cycle d'une colonie de Vorticellides, et d'admettre à partir de l'individu fondateur, ou élément initial, une variation continue de la composition cellulaire ⁽²⁾.

Mais rien n'autoriserait l'affirmation que tous les états successifs correspondants à des compositions physico-chimiques différentes soient également compatibles avec le fonctionnement normal de la cellule. On peut au contraire supposer que le fonctionnement normal ne soit possible qu'entre certaines limites des variations de l'état interne, c'est-à-dire, pour une série d'états d'équilibre compris entre l'état initial et un état ultérieur déterminé ⁽³⁾. La fermeture du cycle de croissance ou, ce qui est la même chose, le début d'un cycle nouveau, serait donc caractérisée par le retour à l'état initial. Dans

(1) Les différents dosages pouvant être faits sur des quantités de tissu variant de 1 à 15 grammes.

(2) On peut imaginer *par exemple* que la vitesse de formation ou de destruction de trois constituants protoplasmiques x , y , z soit légèrement différente ; les rapports entre leurs quantités absolues varieront à chaque instant considéré.

(3) L'état final pouvant dans ce cas se confondre avec la mort.

cette interprétation la quantité finie Q dont nous avons parlé plus haut ne représenterait plus une sorte de masse susceptible de partage à chaque génération cellulaire. Un élément de la colonie, de génération n étant parvenu à l'état limite, Q représenterait la variation nécessaire pour ramener cet élément à l'état initial, caractéristique de l'élément initial. Cette variation représente un certain travail, l'utilisation d'une certaine quantité d'énergie, et Q pourrait être comparé à une sorte de quantum d'énergie biologique.

Remarquons encore une fois que la colonie considérée est un système ouvert recevant continuellement de l'énergie chimique ; la discontinuité représentée par Q ne peut donc être cherchée que dans l'utilisation de cette énergie extérieure. Il y aurait en d'autres termes, au moins deux formes de travail possible pour un élément de colonie : ou bien un travail d'accroissement entraînant une variation progressive de la composition physico-chimique, c'est à-dire une dégradation progressive dont la limite se confondrait avec la mort ; ou bien un travail de « récupération » entraînant le retour à l'état physico-chimique initial.

L'étude énergétique de la croissance autotrophe du Têtard de la Grenouille nous avait déjà conduit à l'idée analogue d'une alternance normale de deux modes de travail, la quantité d'énergie transformée demeurant constante.

OUVRAGES REÇUS

G. P. FRETS. — *Heredity of head form in Man.* — La Haye, Martinus Nijhoff, 1921. 1 vol. 192 p., avec nombreuses tables et des diagrammes.

L'auteur a étudié, au point de vue mendélien, les indices céphaliques de 3.600 personnes appartenant à 360 familles environ. L'étude met en relief des faits de ségrégation, des variations héréditaires, des différences de composition héréditaire des indices céphaliques des parents; elle montre aussi que dans beaucoup de familles les indices des enfants sont inférieurs ou supérieurs à ceux des parents. La brachycéphalie est plus ou moins dominante sur la dolichocéphalie.

On note de nombreuses variations non héréditaires.

L'auteur cherche à ramener les faits relevés aux théories en cours, sans d'ailleurs beaucoup insister.

Il convient surtout de signaler l'énorme quantité de documents qu'apporte Frets. On n'en saurait contester ni l'intérêt ni l'utilité: Pour tirer des conclusions valables relatives aux faits héréditaires chez l'homme, les documents de ce genre ne seront jamais assez nombreux. Tous les travaux analogues méritent encouragement, et il faut remercier les travailleurs qui consentent à les élaborer.

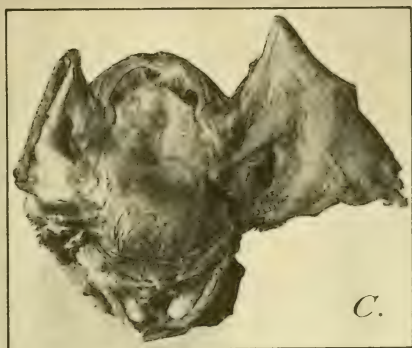
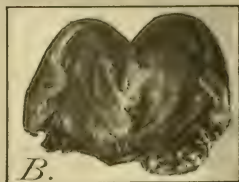
ETIENNE RABAUD.

L'un des Directeurs, Gérant : ET. RABAUD.

EXPLICATION DE LA PLANCHE III

Photographies sans retouche de la voûte palatine d'*Amblystoma tigrinum* Green à différentes étapes du développement ; le maxillaire inférieur et les arcs viscéraux ont été sectionnés d'un côté et le plancher de la bouche récliné du côté opposé.

- A. — *Axolotl* adulte mâle de 17 cent. (N° 13, fig. 31, p. 336). Dents vomériennes et dents ptérygo-palatines en une seule rangée longitudinale, les premières au milieu de la lamelle osseuse, les secondes sur le bord externe de la plaquette dentée ; récessus labio-maxillaire visible à droite ; maxillaire inférieur, plancher buccal, langue, arcs hyoïdien et branchiaux intacts du même côté ; au centre, en arrière, orifice glottique $\times 1\frac{1}{4}$.
- B. — *Jeune Amblystome* de 11 cent., à la fin de la métamorphose externe (N° 22, fig. 40, p. 337). Bourrelets vomériens larges, saillants, réunis sur la ligne médiane et figurant un accent circonflexe concave en arrière ; leur partie antérieure dentée a acquis une position semblable à celle que présentent à l'état permanent les bords vomériens dentés des demi-Amblystomes branchiés. $\times 1\frac{1}{4}$.
- C. — *Demi-Amblystome branchié* de 17 cent (N° 23 bis, p. 374). Les tiers internes des bords vomériens dentés, au contact sur la ligne médiane, forment une crête transversale au devant de la ligne interchoanale antérieure, tandis que les deux tiers externes des bords dentés, obliques en arrière et en dehors, inclinés de 45° environ sur l'axe longitudinal du corps, finissent de chaque côté derrière la choane. Récessus labio-maxillaire disparu ; la peau s'applique au bord externe du maxillaire supérieur. *Cavum internasale* étendu et profond. L'échancrure visible au bout du museau est accidentelle. $\times 1\frac{1}{3}$.
- D. — *Amblystome* de 19 cent. (N° 28, fig. 48, 49, 50, 51, p. 378 à 383). Bord vomérien denté très saillant, presque transversal, dessinant une légère sinuosité en S, la partie antérieure étant concave en dedans et en arrière, la partie externe, concave en dehors et en avant, encadrant le pourtour postérieur de la choane. Les deux bords dentés, presque au contact sur la ligne médiane, faisant chacun avec l'axe du corps un angle ouvert en arrière de 85° environ, figurent ensemble un toit surbaissé. $\times 2$.
-



ÉTUDES SUR
LE SOMMEIL D'HIVER PRÉ-IMAGINAL
DES MUSCIDES

Les Cycles d'Asthénie et l'Athermobiose
réactivante spécifique.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS.

I. LA DIAPAUSE D'HIVER CÉDANT AU FROID CHEZ LES MUSCIDES.

1. Les données actuelles sur l'hibernation larvaire ou nymphale.
2. Le froid et les arrêts spontanés d'évolution larvaire ou nymphale. Observations et Expériences.
3. Discussion des résultats. Le rythme hivernal cédant au froid et les influences réactivantes diverses. Muscides *homodynames* et *hétérodynames*.

II. LA DIAPAUSE D'HIVER AU POINT DE VUE PHYSIOLOGIQUE. SA NATURE ET SES CAUSES.

1. Intoxication et asthénie héréditaire cyclique chez les Muscides hétérodynames. Epuisement et rajeunissement périodique des générations.

a. Diapause hivernale et excrétion :

Réactivation des larves d'hiver de *Mydæa* en l'absence du froid. Manifestations extérieures et réalisation expérimentale de l'asthénie spécifique d'hibernation. Expériences diverses d'intoxication inhibitrice.

Démonstration, par la cryoscopie, de la surcharge physiologique des larves hibernantes.

b. Caractère héréditaire cyclique de l'asthénie chez les Muscides hétérodynames. Le rajeunissement périodique.

2. L'asthénobiose cyclique et l'athermobiose réactivante spécifique.
3. L'athermobiose et la distribution géographique des Muscides.

III. L'ASTHÉNIE SPÉCIFIQUE ET LA QUESTION DES MÉTAMORPHOSES.

IV. CYCLES OU RYTHMES ASTHÉNIQUES ET INFLUENCES RÉACTIVANTES DANS LA NATURE.

1. Vie latente, fatigue et intoxication.
2. Hibernation et athermobiose réactivante.
3. Estivation et anhydrobiose réactivante.

Remplacement des effets réactivants de l'athermobiose par ceux de l'anhydrobiose. Exemples tirés de *Mydæa platyptera*.

CONCLUSIONS.

AVANT-PROPOS

Comment hivernent les Mouches communes ?

C'est en m'attachant à l'examen de cette question, qui s'inscrivait si naturellement au programme de la Fondation Zaharoff pour l'Etude des Mouches, que j'ai été amené aux recherches qui font l'objet de ce Mémoire.

Le « sommeil d'hiver » larvaire ou nymphal de ces Insectes, pour autant qu'il avait pu être constaté, n'était jusqu'ici conçu que comme un simple phénomène d'engourdissement provoqué par le froid : explication simple et logique, valable semble-t-il pour la plupart des organismes hivernants. Je n'ai pas tardé cependant à reconnaître que, pour nombre de Mouches vulgaires hivernant à l'état de larves ou de pupes, le froid n'est pour rien dans le déterminisme du sommeil hivernal : tout au contraire, comme on le verra dans le cours de ces recherches, c'est lui l'agent actif du Réveil printanier. Sans l'hiver, le sommeil hivernal risquerait de se prolonger indéfiniment jusqu'à la mort. Les espèces endormies, à une continuelle température d'été ne verraient pas la fin de la léthargie mystérieuse qui les frappe. C'est le froid qui met trêve à l'enchantement imprévu planant sur leur destinée : c'est l'hiver qui combat la torpeur et *fait cesser le sommeil d'hiver* !

Constatation imprévue et singulière dont j'ai déjà brièvement énoncé ailleurs ⁽¹⁾ les termes principaux ! Le caractère si particulier, en quelque sorte paradoxal du fait appelait pour son interprétation une étude attentive, une comparaison avec les différents phénomènes d'hibernation connus dans le monde vivant. C'est l'ensemble des données auxquelles je suis parvenu que je présente dans ce Mémoire.

D'un cas en apparence très isolé, très spécial, j'ai été amené à la conception de phénomènes d'une très grande généralité biologique et sur la nature desquels les faits étudiés chez les Mouches projettent souvent une lumière un peu inattendue. Je ne saurais me flatter sans doute de donner des phénomènes en question une explication physiologique intime ; les faits

(1) *C. R. Acad. des Sciences*, avril 1922

d'arrêt momentané des énergies vitales sont aussi obscurs que tout ce qui concerne la vie manifestée elle-même. Néanmoins, dans le déterminisme des différents processus inhibiteurs du métabolisme, observés chez les êtres vivants, on peut relever des traits d'incontestable similitude avec ceux que nous offrent les Muscides. Il m'a paru digne d'intérêt de rapprocher en une même doctrine toutes les identités que nous pouvons saisir entre ces phénomènes de vie sommeillante, dont les formes et les caractères, dans la nature entière, offrent une infinie variété. Le lien entre ces processus n'apparaît pas toujours. Je voudrais cependant montrer comment on peut concevoir son existence.

I

LA DIAPAUSE D'HIVER CÉDANT AU FROID. CHEZ LES MUSCIDES

1. Données actuelles sur l'hibernation larvaire ou nymphale des Muscides.

L'hibernation des mouches communes sous la forme adulte est un fait bien connu. Rare chez la Mouche domestique, chez le Stomoxe, qui sont des espèces recherchant la chaleur des habitations ou des étables, et susceptibles de conserver une activité de ponte toute l'année à température favorable, elle est au contraire habitude courante pour d'autres espèces comme la Mouche bleue de la viande, les *Pollenia*, la Mouche des bestiaux *M. corrina*, etc., espèces susceptibles de passer l'hiver en état de vie plus ou moins ralentie sous l'influence du froid. Très souvent, dans les campagnes, les pièces froides des habitations sont envahies par des essaims denses de mouches hivernantes appartenant à ces différentes espèces. Il suffit d'un peu de chaleur pour leur redonner l'activité.

Si ces faits sont bien connus pour les mouches adultes, en revanche l'hibernation des espèces communes, sous la forme de larves ou de pupes, ne paraît avoir réellement attiré l'attention que dans ces dernières années, où elle a fait l'objet d'un assez grand nombre de recherches. Mise en doute par certains auteurs : G. HEWITT ⁽¹⁾, MONCKTON COPEMAN, et AUSTEN ⁽²⁾,

(¹) The House-fly.

(²) Repts. Loc. Gov. Board Publ. Health and Med. Subj. N. S., n° 402. Ex. Rev. Appl. Entom. B, t. III, p. 88.

H. LYON ⁽¹⁾, l'hibernation de la Mouche domestique (*M. domestica*) sous la forme de larves ou de pupes a, au contraire, été reconnue comme probable par HOWARD et HUTCHISON ⁽²⁾, par SKINNER ⁽³⁾, par DOVE ⁽⁴⁾, par GRAHAM-SMITH ⁽⁵⁾; comme certaine par KISLIUK ⁽⁶⁾, J. LEGENDRE ⁽⁷⁾, par Mc DONNEL et EASTWOOD ⁽⁸⁾; mais non par KOBAYASHI ⁽⁹⁾.

Dans les cas où l'hibernation de cette espèce à l'état larvaire ou nymphal a été nettement constatée, elle ne paraît le plus souvent qu'exceptionnelle. Il s'agit là, certainement, d'un phénomène plutôt rare, ce qui explique qu'il ait été longtemps discuté. Certains auteurs (Mc DONNEL et EASTWOOD, le Japonais KOBAYASHI en Corée) notent que les pupes d'hiver de la mouche domestique éclosent rapidement lorsqu'on les place à la chaleur. C'est donc bien un simple arrêt du développement provoqué par le froid.

Pour le Stomoxe (*Stomoxys calcitrans*), mouche piqueuse des écuries, les données concordent avec celles qui ont trait à la mouche domestique. L'hibernation sous la forme de pupes ou de larves, au sein des tas de fumiers, est reconnue par HEWITT, F. C. BISHOPP ⁽¹⁰⁾, GRAHAM-SMITH, KOBAYASHI. La pupe de cette mouche, qui normalement évolue en quelques jours, peut passer plusieurs mois en état d'hibernation mais elle éclot dès que la température redevient favorable.

L'hibernation larvaire ou nymphale des Mouches Sarcophages communes (*Sarcophaga*, *Lucilia*, *Calliphora*) a fait l'objet d'observations précises de la part de GRAHAM-SMITH. Dans l'important travail que cet auteur a naguère consacré à la Biologie des mouches vulgaires, il est noté qu'un grand nombre d'espèces, en dehors de la Mouche domestique et du Stomoxe, passent l'hiver au stade pupal, plus rarement sous forme de larves

⁽¹⁾ *Psyche*, t. XXII, 4 août 1915, p. 140.

⁽²⁾ *U. S. Dept. Agric., Farmers' Bull.* 854, août 1917.

⁽³⁾ *Entom. News.*, Philadelphie, t. XXIV, juillet 1913.

⁽⁴⁾ *Jl. Econ. Entom.* Concordia, t. IX, n° 6, déc. 1916.

⁽⁵⁾ Obs. on Habits and Paras. of Common Flies. *Parasitology*, t. VIII, n° 4, juin 1916, pp. 440-544.

⁽⁶⁾ Some Winter Obs. of Muscid Flies. *Ohio Jl. Sci.*, Columbus, t. XVIII, n° 8, juin 1917, sc. Rev. Appl. Entom. B, 1917.

⁽⁷⁾ Revue d'Hygiène et de Police sanitaire, t. XXXIX, n° 4, janv. 1917.

⁽⁸⁾ A note of the mode of Existence of Flies during Winter. *Jl. R. Army Med. Corps*, t. XXIX, n° 1, juill. 1917, p. 98.

⁽⁹⁾ Overwintering of Flies. *Japan Medic. World.*, t. 1, n° 3, 15 juill. 1921.

⁽¹⁰⁾ The Stable Fly *U. S. Dept. Agric. Farmers' Bull.* 510. Washington, 1913.

qui se pupifient au premier printemps. Parmi les espèces diverses étudiées, dont la liste est donnée, qui jouissent de cette particularité, figurent notamment *Calliphora erythrocephala* et *vomitaria*, *Sarcophaga melanura*, *S. carnaria*, *Lucilia cæsar*, *L. sericata*, toutes espèces se développant sur la viande et les cadavres. Pour l'observateur anglais, l'éclosion des pupes d'hiver de ces mouches ne pourrait se produire qu'à partir d'une température critique déterminée, variable suivant les espèces. Lorsque cette température peut être atteinte, même en plein hiver les mouches éclosent, sans doute aux dépens de pupes formées dès l'automne.

Dans un travail ultérieur ⁽¹⁾, le même observateur signale l'éclosion souvent très précoce des mouches bleues, dès le début du printemps. Lorsque la température est favorable, on voit ces espèces apparaître brusquement en quantités considérables, dès la fin de l'hiver aussi bien qu'à une époque plus avancée de la saison. C'est là, en effet, une particularité éthologique digne de remarque, dont nous trouverons l'explication dans le cours de cette étude, et qui distingue ces espèces de la mouche domestique et du Stomoxe : ces dernières formes sont toujours relativement rares au début de la saison ; leur abondance augmente, pour les raisons que nous indiquerons plus loin, au fur et à mesure que la saison s'avance.

J. LEGENDRE, dans le travail précédemment cité, a constaté également l'activité plus précoce des mouches sarcophages. Elles pondent plus tôt que la mouche domestique et, dès le mois de mai, leurs larves se rencontrent déjà nombreuses, alors que celles de la mouche domestique sont encore rares. L'auteur note la transformation en pupes le 10 décembre, en plein hiver, de larves de *Calliphora* récoltées par lui le 22 octobre. Deux de ces pupes ont donné des imago le 12 février suivant. LEGENDRE estime que c'est le plus souvent à l'état de larves ou de pupes que se fait la conservation des espèces sarcophages d'une année à l'autre.

Enfin KISLUCK, aux Etats-Unis, a constaté également par des élevages que *Lucilia sericata*, *L. cæsar*, *L. sylvarum*, *Phormia*

⁽¹⁾ Further observations on the habits and Parasites of Common flies. *Parasitology*, t. XI, oct. 1919.

regina, les *Calliphora*, *Cynomyia cadaverina* hivernaient sous la forme de larves ou de pupes.

Les mêmes observations ont été faites pour différentes espèces d'Anthomyides saprophages ou coprophages. Ainsi, la petite mouche des maisons *Fannia canicularis* a été rencontrée par Mc DONNELL et EASTWOOD, en plein hiver, sous la forme de larves ou de pupes vivantes. Ces dernières, placées à la chaleur, se sont immédiatement pupifiées et l'éclosion n'a pas tardé à se produire. GRAHAM-SMITH, KOBAYASHI mentionnent également l'hibernation de cette espèce aux stades préimaginaux. LESNE⁽¹⁾, dans ses observations récentes sur la faune entomologique des fosses d'aisance de la région parisienne, a rencontré des larves et des pupes de *Fannia incisurata* et de *F. scalaris*, Anthomyides voisins de la précédente espèce, aux mois de janvier et de mars, en grande abondance.

Dans toutes les observations qui précèdent, l'hibernation des larves ou des pupes de mouches est toujours envisagée comme un phénomène en liaison déterminante directe avec le froid. Nulle part nous ne voyons formuler même l'hypothèse que ce sommeil d'hiver préimaginal puisse relever d'une autre cause que de l'abaissement de la température. Cependant, dans un autre groupe de Muscides, les Tachinaires, mouches à larves parasites, des observations ont été faites, d'après lesquelles l'engourdissement hivernal des pupes apparaît bien comme indépendant du refroidissement de la température, et suscité par des influences internes, à la vérité très obscures. Il convient, en effet, dans cet historique, de réserver une place à part aux observations du R. Père PANTEL qui touchent de très près au sujet qui nous intéresse. Dans ses belles Etudes sur les Diptères à larves Entomobies⁽²⁾, l'auteur signale les curieux faits suivants : « Lorsqu'on recueille en nombre des pupes d'une même espèce et sensiblement de même âge, il arrive fréquemment que le lot se partage en deux parties : quelques exemplaires évoluent rapidement et la mouche paraît après quelques jours, ou tout au plus après quelques semaines ; les autres évoluent lentement et c'est seulement l'année suivante, en général

(¹) Etude des Mouches et formes voisines. Travaux de la Fondation Zaharoff. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, n° 1, 1921, p. 53.

(²) I. — Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. *La Cellule*, t. XXVI, 1^{er} nov. 1909.

au printemps, que la mouche éclot. Le développement nymphal se trouve ainsi dédoublé en un type rapide ou ordinaire et un type lent ; celui-ci répond manifestement à une adaptation biologique dont le but est d'assurer la conservation de l'espèce pendant la saison rigoureuse et peut recevoir le nom de type d'hivernage.

« On observe ce double type de nymphose chez *Bigonichorta setipennis*, *Cyrtophlebia ruricola*, *Thrixion Halidayanum*, *Gymnosoma rotundatum* et, probablement, on le retrouvera chez beaucoup d'espèces, peut-être chez la totalité des espèces adaptées à un seul hôte ou à un petit nombre d'hôtes (*monophages* ou *oligophages*). Par contre nous n'avons observé qu'un type simple bien qu'éminemment élastique, chez *Compsitura*, espèce polyphage par excellence. La nymphose d'hivernage apparaît ainsi comme le moyen qui permet aux parasites oligophages d'attendre annuellement le retour de leurs hôtes de nécessité.

« Considéré en lui-même, ce dédoublement est une particularité biologique fort remarquable. On ne voit pas bien pourquoi, sur la totalité des individus correspondant à une même date d'empupage et soumis aux mêmes conditions actuelles, quelques-uns sont frappés, à l'exclusion des autres, d'un ralentissement d'évolution à la suite duquel on aura deux dates d'éclosion si distantes. Chez plusieurs de nos espèces, nous avons constaté soit une nymphose rapide (*Meigenia*, *Blepharidia*), soit une nymphose lente (*Hyria*, *Siphona*, *Tach.* V) qui font probablement partie d'un cycle dédoublé, dont le terme complémentaire est à découvrir ».

L'auteur signale aussi que l'existence de ce double type de nymphose, qu'il avait sommairement signalé dès 1902 chez *Meigenia*, a été confirmé pour *Thrixion*, en 1906, par TAVARES, et pour *Tachinalarvarum* par NIELSEN, en 1909. Ces observations mettent nettement en évidence l'existence, chez les Muscides, de phénomènes de ralentissement métabolique coïncidant avec l'hibernation, mais dépendant de causes internes, non précisées. Nous trouverons dans l'exposé de nos propres recherches l'explication physiologique des faits énigmatiques qui ont intrigué PANTEL et dont l'interprétation ne lui est apparue qu'à un point de vue finaliste.

J'ajouterai, pour clore cet exposé, que d'autres larves de Dip-

tères parasites, celles des Anthraciens par exemple, sont depuis longtemps connues comme des larves subissant un arrêt d'évolution hivernal. Mais nous sommes ici dans un groupe de Diptères différent des Muscides et je ne saurais m'y arrêter plus longtemps, pour le présent.

2. Le froid et les arrêts spontanés d'Evolution larvaire ou nymphale. Observations et Expériences.

Dès 1916 et 1917, j'avais pu, en étudiant l'éthologie du Chalcidien Ptéromalide *Nasonia brevicornis* Ashm., parasite des pupes de Muscides, observer chez cet Hyménoptère une particularité curieuse : tandis qu'en été certaines pupes de *Phormia azurea*, parasitées dans les conditions naturelles, donnaient issue normalement à des Chalcidiens adultes, d'autres pupes, provenant des mêmes lots, ne mettaient point en liberté de parasites, malgré la chaleur de l'été. Ces pupes, si on les ouvrait, se montraient cependant occupées par des larves mûres ou des nymphes de *Nasonia*, demeurant dans cet état sans poursuivre leur évolution. Il s'agissait là des formes hibernantes, déjà vues par GIRAULT et SANDERS. J'ai pu observer, à leur sujet, que la cessation ou l'interruption de l'activité métabolique n'étaient nullement liées au froid de l'hiver, et que la température de l'étuve (25° C.) était impuissante à réactiver l'évolution. Il ne s'agissait pas non plus d'hypnodie due à l'anhydrobiose, car l'arrêt se manifestait même en milieu humide.

Quelques années plus tard, étudiant vers la fin d'octobre les larves de Muscides présentes dans les fumiers, à l'approche de l'hiver, j'obtenais dans les fumiers de lapins une quantité de larves actives et mûres de *Mydaa platyptera* qui, placées à la température du laboratoire, n'évoluaient pas en nymphes. A la même époque, M. Wollman, poursuivant ses recherches sur les mouches aseptiques, me faisait connaître que vers le mois d'octobre les larves des Muscides sarcophages (*Calliphora*, *Lucilia*) qu'il éduquait aseptiquement sur cervelle stérilisée cessaient de se transformer. Il était impossible, malgré la température de l'étuve, d'en obtenir l'éclosion au cours de l'hiver. Les larves mûres et repues, après s'être conservées sans subir de nym-

phose pendant un temps prolongé, finissaient par mourir, ou bien les pupes formées n'évoluaient pas.

Ces intéressantes observations inédites de M. WOLLMAN, jointes aux faits qui avaient déjà attiré mon attention personnelle, m'ont incité à étudier de plus près la question. Au mois d'octobre dernier, je pus me procurer, grâce à l'obligeance de M. PÉRARD, un certain nombre de larves de *Lucilia sericata* et de *Sarcophaga* dont il avait obtenu le développement, à l'Institut Pasteur, sur de la viande de mouton, en vue de recherches sur le cycle évolutif des Sarcosporidies. Les mouches mères, venues du dehors, avaient déposé leurs œufs sur cette viande exposée dans un cristalliseur, sur fond de sable. Le développement, aidé par une température encore élevée, s'était effectué en quelques jours ; mais, tandis que certaines pupes avaient pu se former, beaucoup de larves prêtes à la nymphose et ayant cessé de s'alimenter s'étaient enfouies sans transformations au sein de la couche de sable. Bien que la température fut encore à cette saison favorable aux éclosions, ni les pupes déjà formées, ni les larves n'achevèrent leurs transformations. J'ai reconnu plus tard que les larves non transformées étaient toutes des larves de *L. sericata*. Quant aux pupes, elles correspondaient à *Sarcophaga falculata* Pand.

Dès ce moment, il était facile de se rendre compte que la stase hibernale constatée chez les larves ou les pupes des espèces sarcophages, n'était nullement liée, dans nombre de cas, aux actions de température ; mais qu'il s'agissait certainement de ces arrêts rythmiques de développement, de causes obscures, déjà définis à des stades divers chez certains insectes et que l'on peut, avec WHEELER et HENNEGUY, englober dans l'appellation générale de *diapauses* ⁽¹⁾. Enfin, reprenant l'étude des larves hibernantes de *Mydaa platyptera* dans les fumiers de lapins, j'ai pu, par les expériences comparatives dont je donne le détail ci-après, confirmer et généraliser cette notion, en même temps qu'en aborder l'interprétation du point du vue physiologique.

(1) Le terme de diapause (διαπαυση : arrêt) a été utilisé par WHEELER pour désigner une phase de la blastokinèse. HENNEGUY, dans son *Traité des Insectes*, applique cette appellation à tous les phénomènes d'arrêt métabolique observés chez les Insectes, mais en les différenciant suivant le stade, en diapauses embryonnaires, larvaires, nymphales. Ce terme ne laisse en rien présumer la nature ou les causes physiologiques des phénomènes.

Je donnerai d'abord le résumé des principales expériences effectuées. Puis je discuterai, d'après les données acquises, la nature du phénomène envisagé dans les différents types de Muscides observés.

A. — *Expériences démontrant l'absence de rythme d'inactivité hivernale chez les Mouches domestiques (M. domestica) ou chez le Stomoxe (Stomoxys calcitrans L.) et l'influence déterminante du froid dans le sommeil d'hiver larvaire ou nymphal de ces espèces.*

1. A. — Durant tout l'hiver de 1920-21, et de 1921-22 ont été élevées, à l'étuve à 20-25° C., en générations successives, des centaines de mouches domestiques. La durée de l'évolution (une quinzaine de jours) ne s'est jamais ralentie, les générations se succédant sans interruption avec la même activité.

Durant tout l'hiver 1921-1922 des *St. calcitrans* ont été élevés à l'étuve à 20-25° C. en générations successives évoluant en 15 à 18 jours; il n'a été observé aucun ralentissement ni aucune interruption de l'activité biologique.

2. A. — Des larves et des pupes de *St. calcitrans*, provenant des générations d'étuve, ont été soumises pendant 3 semaines, dans le courant de janvier, à une température moyenne inférieure à 10° C. L'évolution, suspendue par l'action du froid, a repris normalement dès que les larves ont été remises à température favorable. L'abaissement de température a seul provoqué la période correspondante d'inactivité.

3. A. — Un lot de fumier de lapin provenant du dehors et déposé avant l'hiver, est placé le 6 mars à la température du laboratoire (temp. 18-20° C. le jour, inférieure à 12° C. la nuit). Le 30 mars 5 mouches domestiques, le 2 avril 2 stomoxes éclosent du lot de fumier.

Cette dernière expérience confirme la possibilité de l'hibernation larvaire ou nymphale des mouches domestiques et du Stomoxe, dans les conditions naturelles. Le caractère exceptionnel pour ces Muscides de ce mode de conservation de l'espèce d'une année à l'autre, ressort, d'autre part, de la rareté des individus issus au cours de cette expérience, le même lot de fumier ayant fourni, par contre, une centaine de larves hivernantes de *Mydæa platyptera*.

B. — *Expériences démontrant l'existence d'un rythme d'inactivité hivernale indépendant du froid, mais cédant aux excitants mécaniques ou physiques et au froid prolongé, chez les larves de Lucilia sericata.*

1. B. — ACTION NÉGATIVE DE LA CHALEUR SEULE. — 2 larves, mûres depuis le milieu d'Octobre, sont placées le 10 novembre à l'étuve à 20-22° C. Ces larves restent sans se nymphoser jusqu'en décembre où elles meurent.

2. B. — ACTION NÉGATIVE DE LA LUMIÈRE. — Une larve mûre d'Octobre est soumise le 17 novembre à un éclairage intensif de lampe Nernst pendant 2 heures, le 21, pendant 4 heures. Elle est ensuite placée à l'étuve à 20-22° C. Mort sans transformation en fin décembre.

3. B. — ACTION POSITIVE DES BRÛLURES. — Une larve d'Octobre est placée le 10 novembre à l'étuve à 20-22° C. sans résultats. Le 20 Novembre on brûle la larve en deux endroits de l'abdomen à l'aide d'un fil de platine rougi. Le 23 novembre cette larve se nymphose : éclosion normale le 3 décembre : *L. sericata* ♂.

4. B. — ACTION POSITIVE DE LA SAIGNÉE. — Une larve d'Octobre est saignée par piqure à la pipette de verre effilée, le 12 novembre, puis placée le 14 à l'étuve à 20-22° C. Nymphose le 17 au matin. Eclosion le 25 novembre : *L. sericata* ♀, légèrement atrophiee.

5. B. — ACTION POSITIVE D'UNE TEMPÉRATURE ÉLEVÉE SUCCÉDANT BRUSQUEMENT AU FROID. — Une larve d'Octobre est placée à 0° C. le 14 novembre pendant 6 heures, puis elle est portée à 45° C. pendant 35 minutes. On la reporte ensuite à 20-22° C. Nymphose le 17 au matin. Eclosion normale le 24 : ♀ *Lucilia sericata*.

6. B. — ACTION POSITIVE D'UN CHAUFFAGE BRUSQUE A TEMPÉRATURE ÉLEVÉE SANS REFROIDISSEMENT PRÉALABLE — Une larve d'Octobre est portée brusquement le 17 novembre à 45° C. pendant 30 minutes. Puis on la place à l'étuve à 20-22° C. Nymphose le 19 Eclosion normale le 28 : ♂ *sericata*.

7. B. — ACTION POSITIVE DE LA CENTRIFUGATION. — Une larve d'octobre est soumise le 17 novembre à la centrifugation pendant 2 minutes (centrifuge électrique Jouan, vitesse moyenne). Elle est ensuite placée à l'étuve à 20-22° C. Nymphose le 20. Eclosion normale le 30 novembre : *L. sericata* ♂.

8. B. — ACTION NÉGATIVE DU FROID LIMITÉ A QUELQUES JOURS. — Une larve d'Octobre est placée à 0° C. du 15 au 17 novembre. Puis elle est portée à la température du laboratoire (max. 18° C.). Pas d'éclosion.

9. B. — ACTION POSITIVE DU FROID PROLONGÉ. — Une larve d'Octobre est placée à la glacière (+ 4° C.) du 8 décembre au 3 janvier. Le 3 janvier elle est progressivement réchauffée puis mise à l'étuve à 20-22° C. Nymphose le 6. Eclosion normale le 17 janvier : *L. sericata* ♂.

10. B. — ACTION POSITIVE DES VARIATIONS HYGROMÉTRIQUES. — Une larve d'Octobre est placée à l'étuve le 10 novembre sur du sable bien sec. Ce sable est humidifié le 15 à différentes reprises. La larve se nymphose le 23. Eclosion normale le 3 décembre : *L. sericata* ♂.

Ces expériences font ressortir l'insensibilité de la larve hibernante de *Lucilia sericata* à l'action uniforme d'une température d'été. Cette larve ne reprend son évolution que si on la soumet à des existants brusques : actions mécaniques (piqures, brûlures, centrifugation) ou physiques (chauffage brutal succédant ou non au froid, variations d'humidité) ; elle est également réactivée par l'action prolongée d'une basse température, tandis que la même température n'agissant que pendant peu de jours est sans action.

C. — *Expériences démontrant l'existence d'un rythme d'inactivité hivernale indépendant du froid, mais ne cédant qu'au froid, chez la pupa de Sarcophaga falculata.*

1. C. — ACTION NÉGATIVE DE LA CHALEUR ET DE L'HUMIDITÉ. — 2 pupes d'Octobre de *Sarcophaga falculata* sont placées à l'étuve à 20-22° C. le 10 Novembre. On humidifie de temps à autre le sable sec sur lequel elles reposent. Pas d'éclosion.

ACTION NÉGATIVE DES EXCITANTS BRUSQUES. — 2. C. — 1 pupa d'Octobre est placée brusquement à 0° C. du 14 au 17 novembre, puis replacée à la température du laboratoire. Pas d'éclosion.

3. C. — 1 pupa d'Octobre est placée à 0° C. du 14 au 17 novembre, puis chauffée brusquement à 45° C. pendant une minute et remise à la température du laboratoire. Pas d'éclosion.

4. C. — 1 pupa d'Octobre est portée brusquement à 45° C. pendant 30 minutes, puis mise à l'étuve à 20-22° C. Pas d'éclosion.

5. C. — 1 pupa d'Octobre est centrifugée le 17 novembre pendant 2 minutes, puis le 17 décembre pendant 10 minutes. Elle est portée, dans l'intervalle et après l'opération, à l'étuve à 20-22° C. Pas d'éclosion.

6. C. — 1 pupa d'Octobre est soumise le 17 novembre à un éclairage brusque de lampe Nernst pendant 2 heures; le 21 pendant 4 heures (lumière froide). Elle est placée à l'étuve à 20-22° C. Pas d'éclosion.

7. C. — 1 pupa d'Octobre est piquée et saignée légèrement à l'abdomen le 19 novembre, puis placée à l'étuve à 20-22° jusqu'au 1^{er} janvier, et mise à la température du laboratoire à cette date. Pas d'éclosion.

8. C. — 1 pupa d'Octobre subit le 19 novembre des brûlures au fil de platine rougi, puis est placée à l'étuve à 20-22° C. Pas d'éclosion.

9. C. — 1 pupa d'Octobre est plongée le 7 décembre dans HCl concentré pendant une minute, puis lavée à l'eau et placée à l'étuve à 20-22° C. Pas d'éclosion.

10. C. — 1 pupa d'Octobre est portée le 21 novembre à l'étuve à 60° C. pendant 30 secondes, puis placée à 20-22° C. Le 6 décembre elle est reportée à 58° C. pendant 5 minutes puis remise à 20-22° C. jusqu'au 24 janvier. Pas d'éclosion.

11. C. — Une pupa est plongée brusquement le 17 décembre dans l'alcool à 90° puis lavée à l'eau et placée à l'étuve à 20-22° C. jusqu'au 24 janvier. Morte à cette date.

12. C. Une pupa est plongée le 7 décembre alternativement dans l'eau à 60° C. (10 secondes) puis dans l'eau froide (12° C.). Elle est ensuite placée à l'étuve à 20-22° C. Pas d'éclosion.

13. C. — Une pupa est portée brusquement le 6 décembre à 83° C. pendant 1 minute puis placée à l'étuve à 22° C. jusqu'au 24 janvier. Pas d'éclosion.

ACTION POSITIVE D'UN ABAISSMENT THERMIQUE PROLONGÉ. — 14. C. — Une pupa est placée à la glacière (0 à + 4° C.) du 8 décembre au 3 janvier, puis à cette date mise à 20-22° C. *Eclosion normale* le 16 mars.

15. C. — Une pupa est placée à la glacière (0 à + 4° C.) du 8 décembre au 3 janvier, puis portée brusquement à 68° C. pendant 45 secondes. Elle est ensuite placée à l'étuve à 20-22° C. *Eclosion normale* le 16 mars.

16. C. — La pupa 10. C. est placée à partir du 24 janvier à la tempéra-

ture du laboratoire où elle subit les effets du refroidissement nocturne (max. diurne $+ 18^{\circ}$, min. noct. $+ 5^{\circ}$ C.). *Éclosion normale* le 10 mai.

17. C. — Le 24 janvier, la pupa 13. C. est placée à la même température du laboratoire (max. 18° , min. $+ 5^{\circ}$). Elle subit le 20 mars l'action d'un mélange réfrigérant à $- 13^{\circ}$ C. pendant 24 heures, puis, jusqu'en mai, les variations thermiques normales du laboratoire. *Éclosion normale* le 11 mai.

18. C. — Deux pupes sont placées le 24 janvier, au froid prolongé à la glacière ($+ 4^{\circ}$ C.) du 24 janvier au 16 mars, puis à cette date placées à la température du laboratoire. L'une, provenant de l'expérience 12 ci-dessus, atteinte ultérieurement par des moisissures n'écloît pas. La seconde, provenant de l'expérience 5 (centrifugation) présente une *éclosion normale* le 2 juin (La température moyenne du laboratoire, peu élevée en mars avril, depuis le 19 mai a été voisine de 25° C.).

Ces expériences montrent que le sommeil hivernal des pupes de *Sarcophaga falcata* ne peut être brisé ni par les excitants mécaniques, ni par les excitants physiques, ou chimiques. Seules de basses températures, continues ou non, agissant pendant un temps prolongé, ramènent le développement suspendu pour des causes internes indépendantes du froid de l'hiver.

D. — *Expériences démontrant l'existence d'un rythme d'inactivité hivernale indépendant du froid, mais ne cédant qu'au froid, chez les larves de Mydæa platyptera (Anthomyiide).*

1. D. — ACTION NÉGATIVE DE LA CHALEUR. — Des larves, hivernant à l'extérieur depuis l'automne dans les fumiers de lapin, sont placées le 10 janvier à l'étuve à 20° C., dans leur milieu originel, très humide. Quoique mobiles et actives, ces larves mûres ne prennent aucune nourriture et restent sans se transformer jusqu'à la fin de février où quelques pupifications se produisent de façon irrégulière, se poursuivant jusque vers le 15 mars. Le plus grand nombre des larves ne se transforment pas malgré la chaleur.

2. D. — ACTION NÉGATIVE DES EXCITANTS BRUSQUES. — Des larves provenant du même milieu sont partagées en 3 lots. L'un des lots est soumis à la centrifugation pendant 5 minutes : le 2^e lot, porté à 56° C. pendant 1 minute, puis replacé à la température de l'étuve ; les larves du 3^e lot sont saignées, ou brûlées au fil de platine. Aucune nymphose n'apparaît dans ces différents lots jusqu'à l'époque (fin mars) où la transformation se produit aussi pour les larves de l'extérieur.

ACTION POSITIVE DU FROID PROLONGÉ. — 3. D. — Des larves provenant du fumier extérieur et ayant subi l'action normale du froid, 2 mois de plus environ que les larves de 1 D. sont placées le 6 mars à la température du laboratoire (max. 18° C. le jour, min. $+ 5^{\circ}$ la nuit). De nombreuses pupes se forment quelques jours plus tard, surtout abondantes vers le 15 mars. Toutes les larves du lot sont nymphosées à la date du 1^{er} avril. Éclosions normales.

4. D. — Des larves, restant non transformées du lot 1 D., sont maintenues à la température de l'étuve (20° C.), jusqu'au 30 mars. A cette date, les larves sont placées à la température du laboratoire (max. 18° , min. $+ 5^{\circ}$) pour subir les effets du refroidissement nocturne. Deux pupes se forment

le 14 mai, les autres se nymphosent irrégulièrement dans les jours qui suivent; la dernière larve donne une pupa le 30 mai. Aucune de ces pupes tardivement formées n'écloît.

5. D. — Des larves provenant de ponté expérimentale de deuxième génération, datant du 7 avril, mûres et ayant cessé de s'alimenter vers le 20 mai, sont placées le 29 mai à la glacière (+ 5° C.) jusqu'au 19 juin (3 semaines). La Nymphose apparaît à la fin de Septembre, mais elle n'est pas générale, la durée du refroidissement n'ayant pas été suffisamment prolongée.

APPARITION SPONTANÉE DE LA DIAPAUSE D'HIVER DÈS LE DÉBUT DU PRINTEMPS ET LA CHALEUR DE L'ÉTUVE, CHEZ LES LARVES MÛRES DE DEUXIÈME GÉNÉRATION. ABSENCE DE DIAPAUSE CHEZ LES LARVES DE 1^{re} GÉNÉRATION POST-HIVERNALE.

L'éducation dans le milieu normal (excréments de lapins) de *Mydaea platyptera* a été réalisée en série continue.

6. D. — A. — 1^{re} génération. — Des mouches adultes provenant des nymphes de février du lot 1 D. ont été mises en élevage à l'étuve à 20° C. De pontes obtenues le 15 mars, sont issues des larves de 1^{re} génération post-hivernale qui se nymphosent le 23 mars et donnent des imago le 2 avril. D'autres pontes obtenues le 8 mars évoluent également sans arrêt donnant des adultes le 26 mars.

B. — 2^e génération. — Les mouches provenant de cette 1^{re} génération, élevées à l'étuve donnent des pontes les 7, 13, 20, 26, 28, 30 avril. Ces œufs sont l'origine de larves de 2^e génération qui évoluent plus lentement, à la même température que ci-dessus. Les premières larves ayant cessé de s'alimenter n'apparaissent que le 22 mai. Quelques-unes sont encore en cours d'alimentation le 24 juin. Aucune nymphose ne se produit. L'évolution de cette 2^e génération reste latente malgré la chaleur (25 à 30° C.). Vers le milieu de juillet quelques nymphoses abortives apparaissent; peu à peu quelques unes des larves maintenues à l'étuve sans subir l'action du froid se pupifient mais le plus grand nombre des pupes formées ne parviennent pas à l'éclosion. Les larves restantes meurent sans évoluer dans le cours de l'été.

ACTION NULLE DES EXCITANTS BRUSQUES SUR LES LARVES DE 2^e GÉNÉRATION A L'ORIGINE DE LEUR DIAPAUSE.

7. D. — Le 29 mai, différents lots de larves mûres de 2^e génération ayant commencé leur diapause, sont soumis à des excitations diverses: piqûres, saignées, brûlures, chauffage brusque à 60° C. pendant 1 minute à 2 reprises, chocs mécaniques multiples. Aucune larve ne se transforme en pupes. Les excitants sont également inefficaces chez les larves au 3^e stade non mûres.

On pouvait penser que le froid était capable de déterminer un ralentissement durable de l'activité chez des larves de 1^{re} génération. L'expérience suivante montre que non.

9. D. — Des larves de 1^{re} génération à des stades divers de la croissance ont été placées à la glacière (+ 4° C.) les 21 et 22 mars. Au sortir de la glacière, replacées à l'étuve, l'évolution se poursuit sans arrêt, avec nymphose et éclosion au début d'avril.

Ces expériences et observations mettent nettement en évidence l'existence, chez *Mydaea platyptera*, d'un rythme d'arrêt métabolique, indépendant du froid de l'hiver dans son déter-

minisme d'apparition. Cet arrêt, précédé d'un ralentissement plus ou moins marqué de la croissance larvaire, survient à la fin de la période d'alimentation chez les larves de la deuxième génération d'été ou post-hivernale. Seul le froid prolongé, s'exerçant ou non de façon continue, peut faire reprendre le développement. Les excitants brusques sont sans action.

3. Discussion des Résultats. Le Rythme hivernal cédant au froid et les influences réactivantes diverses. Muscides homodynames et hétérodynames.

Dans leur ensemble, les expériences ci-dessus font manifestement ressortir un premier fait. C'est que le sommeil d'hiver des larves de *Lucilia sericata*, de *Sarcophaga falculata*, de *Mydva platyptera* n'est nullement lié, dans son déterminisme immédiat, au froid de l'hiver. Il n'est pas plus lié à l'hiver que notre sommeil nocturne à la nuit. L'évolution de ces espèces s'arrête bien avant que les froids ne fassent sentir leur influence. L'inhibition se produit pour les unes (*L. sericata*, *Mydva*), sous la forme de larves mûres et ayant cessé de s'alimenter, sous celle de pupes tout récemment formées pour la troisième espèce. Cet arrêt, dont nous discuterons plus loin les causes physiologiques intimes, se présente avec la valeur d'une périodicité normale dans le cycle annuel des espèces. Par là, on peut présumer tout de suite de son caractère obligatoire.

Le sommeil hivernal des larves et des pupes dont il s'agit est donc bien différent, dans sa nature, de celui qui peut affecter occasionnellement les larves et les pupes de la Mouche domestique ou du Stomoxe. S'il arrive que ces dernières hivernent sous la forme larvaire ou nymphale, c'est ici le froid qui représente la raison déterminante du phénomène. Ce sommeil est avant tout lié au froid; il cède immédiatement aux élévations de température. Il n'apparaît d'ailleurs comme aucunement nécessaire, ni même utile à l'espèce. Les expériences d'élevage en séries, été comme hiver, nous montrent en effet que la mouche des maisons et le Stomoxe sont doués d'une activité de reproduction et de développement continue à toute époque de l'année et peuvent parfaitement se passer de sommeil d'hiver.

C'est la raison pour laquelle ces espèces se rencontrent toute l'année dans les habitations ou les étables chaudes, comme nombre d'auteurs l'ont constaté. C'est aussi la raison pour laquelle ces mouches, obligées de se cantonner en hiver dans de rares endroits favorables à leur développement continu (ordures ou fumiers en locaux chauffés), diminuent forcément de nombre au cours des mois froids ; ce n'est que progressivement, lorsque les mois chauds réapparaissent, qu'on les voit se répandre de nouveau à l'extérieur où les lieux de développement sont plus nombreux et plus étendus (fumiers d'écurie, ordures, etc., en plein air), et se multiplier rapidement pour atteindre vers la fin de l'été leur maximum d'abondance.

Tout au contraire, les espèces douées d'un rythme d'hibernation larvaire ou nymphal, à caractère obligatoire, passent l'hiver, quelles que soient ses conditions de température, à l'état de latence physiologique et se montrent, dès le printemps, lorsque les influences déterminantes de l'éclosion ont pu se faire sentir, en nombre aussi considérable que dans le cours de l'été. Ce sont, en effet, les individus provenant des pontes de cette période de l'année qui se manifestent à l'état imaginal au printemps, sans avoir eu à subir de diminution marquée dans leur nombre. Ainsi s'expliquent les faits observés par GRAHAM SMITH relativement à l'abondance précoce des Calliphores.

Ces remarques nous amènent à distinguer parmi les Muscides, deux catégories biologiques essentielles. Il y a des espèces, comme la Mouche domestique, le Stomoxe, les Drosophiles, etc., dont les générations successives, quel que soit leur nombre, sont douées d'une activité physiologique constante, et obéissant toute l'année aux influences thermiques. Le froid peut provoquer une suspension momentanée de cette activité, un sommeil hivernal, non obligatoire, non nécessaire, qui cède immédiatement à une élévation de température. Lorsque la moyenne thermique est maintenue favorable, les générations de ces espèces actives se succèdent indéfiniment, été comme hiver, avec la même continuité, au moins dans leurs conditions naturelles d'alimentation larvaire. J'ai attribué à ces espèces douées d'une infatigable énergie évolutive le qualificatif d'*homodynames* ⁽¹⁾, afin de marquer les facultés de développement

(¹) *G. R. Acad. des Sciences*, avril 1922.

identiques de toutes leurs générations. De telles espèces sont bien faites pour devenir innombrables. Seules, les rigueurs de l'hiver qui entravent plus ou moins leur développement, en atténuant la multiplicité de leurs lieux de ponte, apportent une restriction, heureuse au point de vue humain, à leur inépuisable fécondité.

Je distinguerai au contraire sous le terme d'*hétérodynames* les espèces étudiées plus haut, comme la Mouche Verte, le Sarcophage, l'Anthomyide *Mydva platyptera* ou encore les Tachinaires entomobies citées par Pantel, dont les générations successives du même cycle annuel présentent une activité biologique dissimilable. À une ou plusieurs générations douées d'évolution rapide, sensibles au froid comme à la chaleur, à tous leurs stades évolutifs, et obéissant normalement à ces influences retardantes ou accélérantes de l'activité métabolique, succède une génération dont l'activité se montre brusquement suspendue par une période de diapause obligatoire, au cours de laquelle l'organisme échappe complètement aux influences thermiques accélératrices du développement.

Cette période d'inertie, nous la voyons affecter tantôt la larve ayant achevé sa croissance, tantôt la nymphe au début de sa transformation (pronympe). Ce sont bien des espèces *hétérodynames*, c'est-à-dire dont la puissance évolutive diffère suivant les générations.

Nous n'envisageons point encore ici l'explication du phénomène, mais simplement nous constatons les faits. Au point de vue physiologique, nous apercevons d'ailleurs des différences dans la façon de se comporter des différentes espèces frappées d'inertie. Nos expériences montrent en effet que des trois types spécifiques étudiés, seule la larve de *Lucilia sericata* a réagi par une reprise sub-immédiate du développement aux excitations provoquées. La saignée, les brûlures, la centrifugation, les variations d'humidité, l'action brusque du chauffage à une température élevée, incompatible avec la vie normale, ont déterminé chez cette larve les transformations nymphales et l'éclosion rapide que l'action d'une température d'été continue (20-22°C) était impuissante à réaliser. Au contraire, la puppe de *Sarcophaga falcata*, la larve de *Mydva platyptera* se sont montrées complètement insensibles à ces influences excitatrices.

On voit donc que les phénomènes d'arrêt qui affectent spontanément ces Muscides, n'ont pas la même valeur, exactement, pour toutes les espèces. S'agit-il de différences de nature ? Nous pensons que non, mais il y a des différences d'intensité dans le phénomène lui-même, des variations dans la profondeur ou le degré de l'inertie qui le caractérise. La torpeur est plus ou moins intense, suivant les espèces ; dans les cas légers, comme chez *L. sericata*, cette torpeur cède à une simple excitation. Il est frappant de constater, dans ces cas, que la larve, organisme complexe, obéit aux excitants comme l'ovule dans la parthénogénèse expérimentale : Il y a *réactivation* chez la première, comme il y a chez le second *activation* du développement.

La *réactivation* des larves en diapause de *Lucilia sericata* par des excitants artificiels : brûlures, saignées, centrifugation, chaleur, etc., ne produit pas immédiatement d'action apparente. Les larves excitées ne manifestent pas tout de suite leur *sensibilisation*. Elles demeurent inertes comme les témoins. Mais la nymphose survient après un délai qui, dans les expériences relatées plus haut, variait de 2 à 5 jours pour la même température d'incubation. Il y a donc un retard physiologique, dans une certaine mesure comparable à la période de latence ou *temps perdu* de la contraction musculaire expérimentale.

Pour bien se représenter la valeur de ce *temps perdu* dans la rupture apparente de la diapause, il est nécessaire de rappeler que la larve hivernante se trouve au stade précis de la larve (asticot) mûre, c'est-à-dire prête à la nymphose et ayant cessé de s'alimenter. Dans les conditions ordinaires des transformations de l'asticot, chez les Muscides, la nymphose survient après un délai qui, à la température de 20 à 22 C., n'excède guère deux jours après la cessation complète de la période d'alimentation, cette dernière étant marquée par la disparition des matières nutritives du tractus intestinal et la coloration cirreuse uniforme de la larve. Or, c'est à ce stade que se manifeste la diapause obligatoire chez la larve de *L. sericata*. On devrait donc s'attendre à voir apparaître la pupification, dans ce délai de 24 à 48 heures au maximum après l'excitation réactivante. Cependant, le plus souvent, l'apparition de la pupe a été postérieure à ce délai. Le *retard*, peu important dans l'espèce qui nous occupe, s'est montré beaucoup plus marqué, comme nous allons le voir, dans les

espèces qui, ne réagissant pas aux excitants précités, ont manifesté la rupture de leur diapause sous l'influence du froid.

Si, en effet, la réactivation des larves ou des *pronymphes* de nos Muscides en diapause d'hiver, par des agents *excitants*, de nature mécanique, physique ou chimique, n'a donné de résultat que pour *L. sericata*, en revanche *toutes les espèces* ont pu être réactivées en faisant agir le froid, non plus sous la forme d'excitant brusque et temporaire, mais sous celle d'une influence *ménagée, prolongée*. Il est nécessaire de revenir sur ces résultats très particuliers.

La larve de la mouche verte (*L. sericata*) soumise à la glacière au voisinage de $+ 4^{\circ} \text{C}$. pendant 26 jours (Exp. 9 B), puis replacée progressivement à l'incubateur à 20°C ., s'est pupifiée normalement trois jours plus tard. Nous revoyons donc ici se manifester le léger *temps perdu* des expériences d'excitation artificielle.

Le froid soutenu a eu raison de la diapause. Au contraire, un froid même plus intense (0°), ayant agi de façon brusque pendant 3 jours (Exp. 8 B), n'a pas réussi à réactiver la larve. Nous retrouvons des faits comparables avec les deux autres espèces. Chez *Sarcophaga falculata* et *Mydva platyptera*, le froid prolongé a seul été capable de briser la torpeur hivernale : un froid brusque, même très intense, agissant pendant peu de jours, n'a pu réactiver les organismes hivernants, pas plus que les autres agents d'excitation physiologique brusque.

Nous notons, en effet, pour *Sarcophaga falculata* l'influence nulle d'un refroidissement brusque à 0° pendant 3 jours, suivi ou non de réchauffement à haute température (Exp. 2 et 3 C). Par contre, la réactivation survient, avec éclosion normale, dans les expér. 14 et 15 C où la pronymphé a subi l'action de la glacière prolongée pendant 26 jours, exactement en même temps que la larve de *L. sericata* de l'exp. 9 B. Tandis que cette dernière s'est nymphosée trois jours après la cessation du refroidissement et a donné un adulte 11 jours plus tard, les pupes de *S. falculata* de la même expérience n'ont manifesté leur éclosion que 13 jours plus tard, pour la même température d'incubation. Le *temps perdu* de l'éclosion sur l'action réactivante est donc ici de *près de deux mois et demi*.

Dans l'exp. 18 C la période de temps perdu s'est élevée à

79 jours, les pupes étant placées au laboratoire à une température un peu moindre que les précédentes, après la période de refroidissement réactivant.

La continuité des basses températures n'est d'ailleurs pas nécessaire pour réactiver le développement. Il suffit des refroidissements nocturnes. Ainsi, dans les exp. 16 C et 17 C nous voyons des pupes, ayant subi sans résultats l'action de réchauffements brusques, placées le 24 janvier à la simple température du laboratoire où elles sont soumises la nuit seulement à des abaissements thermiques allant jusqu'au minimum de $+ 5$, éclore à un jour d'intervalle, près de 4 mois après le début de la période de refroidissement intermittent. L'action d'un refroidissement brusque à $- 13^{\circ}$ C. pendant 24 heures chez la pupa 17 C ne s'est fait sentir que par un retard de 24 heures sur l'éclosion, par rapport à la pupa 16 C. Sans ce léger retard l'éclosion des deux pupes eût été simultanée.

On pouvait se demander si les larves de *Mydæa*, ou les pupes de *Sarcophaga falculata*, qui normalement n'ont pas réagi aux excitants brusques, ne manifesteraient pas une sensibilité nouvelle à l'égard de ces excitants, une fois réactivées par l'influence antérieure du froid. Les expériences ci-après, réalisées sur ce sujet, montrent en effet que les larves de *Mydæa platyptera*, lorsqu'elles ont subi l'action réactivante du froid, réagissent par une nymphose plus ou moins rapide aux excitations brusques auxquelles on les soumet. Toutefois, la réponse est loin d'offrir la régularité que l'on observe pour les larves de *L. sericata* soumises, sans avoir supporté l'action du froid, à des excitants analogues.

Exp. — Le 16 mars, 4 larves de *Mydæa* ayant subi l'action normale du froid au dehors, depuis le mois d'octobre, sont saignées par piqûres : une des larves se pupifie 4 heures plus tard, la deuxième le 21 mars, les deux autres larves meurent de l'opération.

A la même date, 4 larves sont touchées au fil de platine rouge, 6 larves sont portées à 70° C. pendant 40 secondes. 4 heures plus tard apparaît la première pupa, 3 nouvelles pupes se forment le 20, 2 autres le 22. Les 4 autres larves meurent.

Des larves témoins, beaucoup se pupifient à peu près vers le

même temps, mais d'autres ne sont point encore transformées le 30 mars.

Il semble donc bien que les larves ont effectivement réagi aux excitations par une nymphose légèrement plus précoce que dans les conditions ordinaires. On peut admettre qu'une fois réactivées par les basses températures prolongées, les larves reprennent une excitabilité qui leur permet de réagir aux excitants comme les larves de *L. sericata*.

Dans la nature, les phénomènes de diapause des espèces hétérodynames se trouvent coïncider avec la saison froide. Le réveil survient au printemps, souvent d'une façon très précoce. Si les expériences précitées ne mettaient pas en évidence l'action des basses températures dans le déterminisme du phénomène de réactivation, on pourrait penser que ce réveil printanier est dû à des influences excitatrices particulières propres à la saison. C'est sous cet aspect, qu'au début de ces recherches, m'était apparue la question; aussi, avant d'avoir pu mettre en évidence l'action réactivante des périodes de refroidissement très antérieures, avais-je pensé à des actions exercées par les radiations thermiques ou lumineuses. L'éclosion des pupes des expériences 14 et 15 C., qui avaient été placées en flacons opaques et en chambre noire à l'abri des radiations lumineuses extérieures, m'a montré qu'il n'en était rien. En comparant attentivement les résultats de toutes les expériences réalisées, on se rend compte que seules sont parvenues à l'éclosion les pupes qui ont pu subir les effets du refroidissement continu ou discontinu, pendant un temps prolongé.

On pouvait penser également que la vie latente des larves ou des pupes hivernantes était liée à l'anhydrobiose. Mais l'action de l'humidité sur les pupes de *Sarcophaga* s'est montrée inapte à provoquer l'évolution; quant aux larves de *Mydva platyptera* cette question ne se posait pas pour elles. Ces larves hivernent en effet dans un compost très humide; elles recherchent pendant toute leur période de diapause les parties les plus aqueuses de la masse stercorale où elles évoluent. On voit donc que la déshydratation n'est pas en jeu dans le déterminisme de ces arrêts évolutifs saisonniers des larves ou des nymphes de Muscides⁽¹⁾.

(1) Nous verrons plus loin que, pour *Mydva platyptera* l'influence de

Ce sont des phénomènes dépendant uniquement de causes internes, d'un état physiologique particulier d'allure rythmique. Cet état se présente, de plus, comme affectant théoriquement l'organisme d'une façon définitive, si ce dernier ne subit pas les effets réactivants nécessaires. Les espèces hétérodynames, arrêtées obligatoirement dans leur évolution par ces influences mystérieuses qui planent sur leur destinée, verraient celle-ci plus ou moins irrémédiablement compromise si ces conditions réactivantes se trouvaient écartées de leurs circonstances éthologiques normales.

II

LA DIAPAUSE D'HIVER AU POINT DE VUE PHYSIOLOGIQUE. SA NATURE ET SES CAUSES

1. Intoxication et asthénie héréditaire cyclique chez les Muscides hétérodynames. Epuisement et rajeunissement périodique des générations.

a) *Diapause hivernale et excrétion.* — Après avoir établi la nature rythmique des phénomènes d'arrêt constatés chez les Muscides hétérodynames, après avoir fait ressortir l'indépendance de ces phénomènes à l'égard de l'abaissement de température hivernal considéré comme agent déterminant, il nous faut maintenant tenter de pénétrer plus avant dans l'explication physiologique de tels processus et d'interpréter s'il est possible le rôle quasi-mystérieux du froid dans la réactivation printanière des espèces.

En étudiant comparativement, au point de vue anatomique et histologique, les larves ou les pronymphes frappées de stase hivernale, j'ai été frappé tout de suite des différences présentées par les organes d'excrétion de ces organismes, avant ou après la période d'hibernation.

On sait que chez les Muscides l'excrétion urinaire a pour siège essentiel deux types d'organes principaux : les tubes de Malpi-

l'anhydrobiose n'est cependant pas négligeable, mais qu'elle se pose sous un tout autre aspect que celui d'une influence inhibitrice.

ghi, servant à l'excrétion et à l'évacuation, et le Tissu adipeux qui sert de rein d'accumulation surtout au moment de la nymphose. Dans ce dernier organe, les urates se déposent sous l'aspect de granules plus ou moins volumineux, ayant une affinité particulière pour les colorants de la chromatine ; ce sont les *pseudo-nuclei* de BERLESE, dont CH. PÉREZ ⁽¹⁾ a montré la nature exacte et la destinée au cours de la nymphose, chez la mouche à

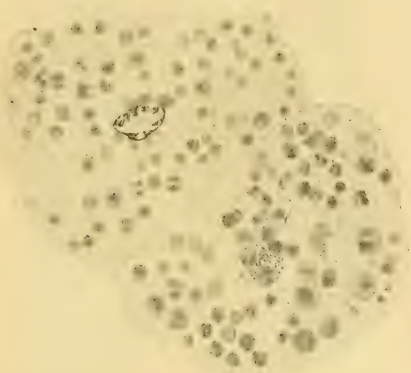


Fig. 1. — Cellules adipeuses d'une pronymph hibernante de *Sarcophaga falcitata* Pand., montrant les volumineux granules d'excrétion (*pseudo-nuclei*), chargeant le cytoplasme.

viande. Etudiant les phénomènes histologiques de la métamorphose, chez cette espèce, il a constaté que les *pseudo-nuclei* apparaissent dans le corps adipeux avec le début de la nymphose, augmentant progressivement d'abondance chez la nymphe jeune tandis que la voie malpighienne d'élimination des urates se trouve supprimée.

La mouche à viande est une forme hétérodynamé. L'étude des nymphes hibernantes de cette mouche, au point de vue de la destinée des urates pendant la phase d'hibernation, serait intéressante à entreprendre. On y constaterait certainement des phénomènes comparables à ceux que j'ai observés chez *Sarcophaga falcitata*, et *Mydwa platyptera*.

(1) Arch. Zool. Exp., t. XLIV, Fév. 1910.

Des coupes faites sur les pronymphes de la première espèce, au mois d'octobre, avant la période d'hibernation, montrent une quantité énorme de globules d'urates dans les cellules adipeuses (fig. 1). Ces éléments sont surchargés de produits d'excrétion qui se présentent sous l'aspect de globuloïdes basophiles, parfois volumineux. Chez des pupes au même stade examinées après plusieurs mois d'hiver, à la température du laboratoire, l'abondance de ces globuloïdes se montre très diminuée. C'est là une observation faite pour surprendre : on pouvait penser que pendant une période de jeûne aussi prolongée, l'organisme nymphal, astreint à se nourrir de ses réserves, et ne pouvant excréter à l'extérieur, aurait vu les urates s'accumuler bien davantage dans ses tissus. Rappelons, à ce sujet, que chez les Hyménoptères Sémichon ⁽¹⁾ n'a point vu non plus les urates augmenter au cours de la vie ralentie ou des métamorphoses, tandis qu'il observe l'augmentation de ces produits chez des larves soumises au jeûne avant la période de repos.

C'est surtout chez la larve de *Mydva platyptera*, dont j'ai pu me procurer des exemplaires en abondance, que j'ai fait les observations les plus suivies ⁽²⁾. Chez les larves prêtes à la nymphose de la génération de printemps, larves qui évoluent sans subir d'arrêt obligatoire, le tissu adipeux se montre chargé de *pseudo-nuclei* (Pl. I, fig. 1), accumulés de préférence dans certaines cellules particulières et non dans la généralité des cellules comme pour les Muscides précédents. Le corps protoplasmique de ces éléments d'excrétion présente des sphérules d'urates inclus dans toute sa masse.

La disposition est la même chez la larve mûre de la génération hivernante, avant qu'elle ait subi l'action réactivante du froid. Le tissu est également riche en urates, accumulés particulièrement dans certaines cellules spéciales auxquelles ils confèrent à l'état frais une coloration plus sombre. Si l'on examine les mêmes larves, au sortir d'un séjour de trois semaines à la glacière (-5° C.), on ne voit plus qu'un petit nombre de globules d'excrétion dans les cellules. La plupart ont déjà disparu.

(1) Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. Thèse Fac. des Sciences, Paris, 1906.

(2) Je suis heureux d'adresser ici mes remerciements à mon excellent collaborateur M. Descazeaux, qui a bien voulu m'assister dans la préparation histologique de ce travail.

Mais, si l'examen porte, cette fois, sur des larves hivernantes âgées, ayant subi depuis cinq mois l'action normale du refroidissement hivernal, qui se trouvent par suite à la fin de leur

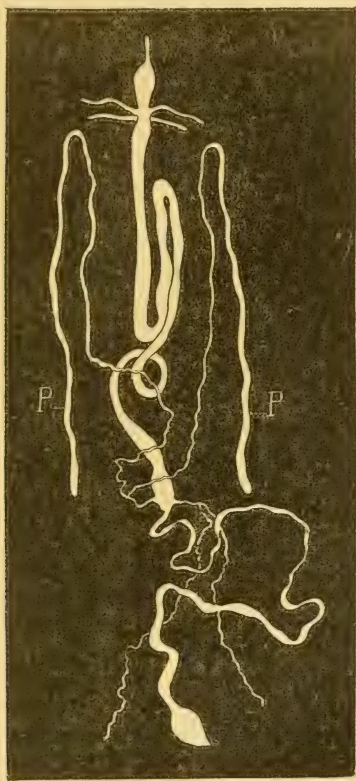


Fig 2. — Schéma de l'organisation digestive d'une larve de *Mydæa platypera*, montrant les tubes de Malpighi de la paire antérieure hypertrophiés par les urates, surtout dans leur partie distale *P*.

période d'hibernation et prêtes à reprendre leur évolution suspendue, on note cette fois une disparition presque totale des grains d'excrétion dans les éléments adipeux (Pl. I, fig. 2).

La plupart des cellules grasses sont absolument vides de *pronuclei*, et, quand il en subsiste, ce ne sont plus que des granules extrêmement réduits, localisés au centre de la cellule, dans le voisinage immédiat du noyau. Ainsi, loin de voir les urates augmenter à la suite d'une très longue période de jeûne, on constate au contraire, chez les larves hivernantes, la remise en mouvement de ces éléments et leur élimination presque complète de l'intimité des tissus. La période de repos hivernal apparaît donc immédiatement, d'après ce que nous venons de dire, comme une période d'*épuration physiologique*, au cours de laquelle l'organisme larvaire se débarrasse du trop plein des matériaux d'excrétion qui le surchargeaient.

Cette constatation est encore appuyée et confirmée par l'examen des tubes de Malpighi. La partie distale de ces éléments (fig. 2, *P*), est couramment le siège d'une accumulation de sphérules d'urates. Les tubes de la paire antérieure, surtout, dans plus des deux tiers de leur longueur, sont distendus et transformés en boyaux épais qui apparaissent de couleur blanche, par la concentration dans leur lumière des sphérules d'excrétion. Mais, tandis que chez la larve de la première génération, prête à la nymphose, l'hypertrophie maxima de ces organes ne dépasse guère trois fois le diamètre moyen des tubes normaux, chez la larve ayant achevé sa période d'hibernation l'hypertrophie peut être deux fois plus marquée que chez la précédente. La charge des tubes de Malpighi en grains d'excrétion varie donc dans des proportions inverses de celle que l'on constate dans le corps gras; d'où l'on doit raisonnablement conclure que pendant l'hiver ces organes se chargent aux dépens des urates fixés dans les cellules de ce tissu.

On peut préciser davantage le mode de fonctionnement des tubes de Malpighi au cours de la période d'hibernation. Si l'on examine une larve de *Mydæa*, larve mûre de la deuxième génération, immédiatement au sortir d'un séjour de trois semaines à la glacière, on note qu'une grande partie des tubes de Malpighi a perdu sa charge en urates (fig. 3). La portion distale des tubes antérieurs est en partie vide de son contenu et plus ou moins distendue et flétrie. Le fonctionnement propre de l'appareil excréteur s'est donc poursuivi d'une façon intense malgré le froid; il s'est produit une évacuation utile du contenu déjà

excrété, qui a été éliminé de l'organisme, en même temps qu'une remise en mouvement des excréta fixés dans les cellules adipeuses. Ramenée à la chaleur la larve ne tarde pas à remplir à nouveau ses tubes de Malpighi et même à les surcharger de façon intense, parce qu'alors elle vit de ses réserves et produit de nouveaux excréta.

La période de refroidissement est donc une période de repos et de décharge, nécessaire dans cette intoxication générale, une période de détente réalisée grâce au fonctionnement continu



Fig. 3. — Portion de la partie distale des tubes de Malpighi antérieurs, vide de son contenu en urates, chez une larve de *Mydwa* au sortir d'un séjour de trois semaines à la glacière.

des organes urinaires, desquels dépend le retour à la vie, de l'espèce. C'est à la suite de ce repos préparatoire accompagné d'épuration que l'énergie fonctionnelle des tubes de Malpighi peut elle-même reprendre une vigueur nouvelle; l'épithélium excréteur, s'il est alors ramené à une température d'activité générale, va fonctionner encore de façon plus intense de manière à assurer l'épuration complète de l'organisme.

Le phénomène comprend donc deux temps principaux. Tout d'abord des échanges d'excrétion, s'exerçant au cours de l'intervention même de la période de refroidissement, et aboutis-

sant à une décharge partielle de l'organisme dont l'activité métabolique, source constante de matériaux nouveaux d'excrétion, est alors réduite au minimum. Cette épuration partielle permet une tonification nouvelle, une reprise des énergies physiologiques. Celle-ci se manifeste au cours de la seconde période, celle qui suit la phase d'intervention du froid, par une excrétion plus active qui compense la production accrue des excréta chez l'organisme ramené à température d'activité.

Réactivation des larves d'hiver de Mydæa en l'absence du froid. — L'exactitude de cette double interprétation et la nécessité de l'intervention du froid comme facteur d'épuration réactivante initiale apparaissent nettement lorsqu'on étudie des larves en arrêt physiologique d'hiver, de *Mydæa*, qui ont été soustraites à cette influence. On peut voir en effet certaines de ces larves, au bout de plusieurs mois de vie latente à la chaleur, se nymphoser, ce qui démontre que l'organisme a réussi, malgré l'absence de période froide, à réaliser cependant son épuration physiologique grâce à l'intervention de conditions particulières, sur lesquelles nous aurons lieu de revenir de façon spéciale (v. page 536).

Mais, toutes les larves en diapause ne sont pas aptes à reprendre ainsi leur développement sans avoir subi l'action d'une température basse. Il n'y en a qu'un petit nombre, ce qui donne au phénomène de la réactivation à la chaleur, pour cette espèce de Muscide, un caractère exceptionnel. De plus, les individus adultes qui ont réussi à se former à haute température sont plus ou moins dégénérés ou de condition physiologique défectueuse, comme le montre l'observation ci-après.

OBSERVATION. — Durant le courant de l'été une centaine de larves de génération hivernante ont été conservées à la température de l'étuve (20-25° C.) sans être jamais exposées à une température inférieure à 18° C. Le 20 juin la moyenne thermique a été élevée vers 30° C. jusqu'au 12 juillet, puis à cette date les larves ont été ramenées à la température du laboratoire. A partir du 8 juillet, quelques pupes formées sans le secours du froid ont donné des individus adultes : une vingtaine de mouches ont ainsi pu parvenir à l'éclosion dans un milieu en partie desséché. Les autres larves et les pupes formées, conservées à la même température d'été, n'ont point poursuivi leur évolution et au début d'Octobre aucune n'est plus trouvée en vie dans les récipients d'élevage.

Ces individus hivernants de *Mydæa platyptera*, réactivés exceptionnellement sans le secours du froid, manifestent des malfor-

mations nombreuses : atrophie des ailes, pouvant aller jusqu'à l'absence complète de tout rudiment alaire apparent, pattes déformées (fig. 4) ou rudimentaires.

Même chez les individus bien conformés, l'épuisement des réserves se traduit par la réduction du corps gras. Les mâles sont plus rares que les femelles (4 ♂ observés sur 15 ♀) ; ils sont, de plus, *retardés dans leur développement sexuel*. Les tes-

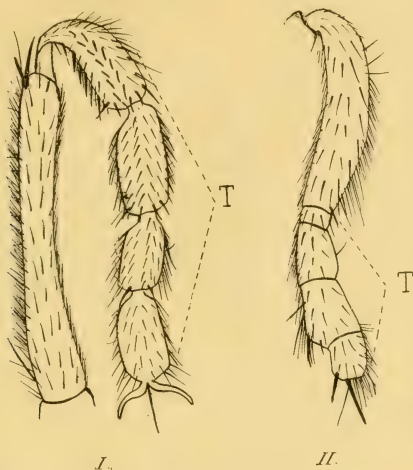


Fig. 4. — Malformations des pattes antérieures chez deux exemplaires de *Mydæa platyptera* hivernants, nés sans le concours du froid. 1, tarse rétrocurvé ramené vers le haut de la patte ; 2, tibia et tarse exagérément raccourcis, disparition des griffes et déformation complète du membre chez un individu *monoptère*. La comparaison des tarses T, au même grossissement dans les deux cas, précise l'étendue des malformations.

ticules, au moment de l'éclosion sont atrophiés, et le retard dans la maturation sexuelle se traduit par l'*inaptitude complète à l'accouplement pendant la première semaine*, alors que les individus éclos à la faveur du froid s'accouplent dès leur naissance. Ces *mâles arriérés* ne sont cependant point stériles. Convenablement alimentés, ils finissent par acquérir, au bout d'une dizaine de jours en moyenne, une maturité génitale normale, ainsi que les femelles de même condition. J'ai pu obtenir et

suivre la descendance de ces femelles : elle évolue normalement, suivant la loi d'accélération qui caractérise la génération non hivernante, mais cette descendance est longue à se manifester.

Les exceptions constatées pour *Mydva platyptera* à la règle de l'intervention obligatoire du froid dans le cycle évolutif de l'espèce, ne font, comme on le voit, que confirmer la nécessité de cette intervention pour le maintien de conditions biologiques favorables à l'existence de ce Muscide.

L'épuration physiologique qui doit réactiver les larves hivernantes n'est efficacement possible qu'en l'absence de chaleur. Aussi voit-on le thermotropisme des larves hivernantes de *Mydva* devenir franchement négatif, alors qu'avant leur période d'inertie elles évoluent normalement dans les parties chaudes des fumiers. L'épuration par le froid de ces larves hivernantes nécessite également une hydratation constante. Aussi ces larves se maintiennent-elles constamment dans les parties les plus humides des tas de fumier, pendant toute la durée de leur période d'inertie. Par là, ce processus d'hibernation ne saurait être confondu avec les processus d'anhydrobiose que nous étudierons plus loin.

Nous obtenons, d'après cet ensemble de constatations, l'explication du rôle réactivant particulier exercé par le froid prolongé sur ces larves en arrêt d'évolution. Et nous comprenons aussi la signification de cette période de *temps perdu* plus ou moins longue, parfois fort longue, qui sépare la phase où l'intervention réactivante s'est fait sentir, de la reprise manifestée de l'évolution. Cette période de temps perdu apparent, est au contraire une période d'activité excrétrice intense, la seule forme d'activité qui soit alors permise à l'organisme, et qui lui permet d'achever son épuration, malgré la formation de produits de désassimilation nouveaux. L'examen, à l'état frais, de l'épithélium excréteur des tubes de Malpighi, traduit nettement la suractivité fonctionnelle qui incombe à ces organes au cours de la période d'inertie apparente de l'hibernation. Si l'on examine l'épithélium excréteur, dans la partie proximale des tubes, chez une larve de *Mydva* de première génération, non hivernante, cet épithélium apparaît coloré en jaune orangé vif par des pigments ; les tubes sont pleins, soli-

des, présentant les habituelles bosselures (fig. 5, I. Au contraire, chez une larve ayant achevé sa période d'hibernation (fig. 5, II), les tubes sont flétris, décolorés, la teinte devenue jaune terne ou brunâtre, les bosselures sont peu marquées; on a nettement l'impression d'un organe fatigué par une période prolongée d'activité intensive.

On saisit donc nettement la nature précise des phénomènes considérés. L'arrêt métabolique rythmique correspond à des nécessités d'excrétion. Les larves ou les nymphes d'hiver à évo-

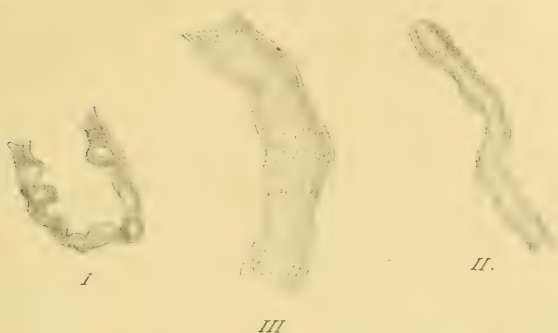


Fig. 5. — Aspect comparé des tubes de Malpighi chez des larves de *Mydaea* de conditions diverses. I, larve de génération non hivernante, II, larve ayant subi l'épuration physiologique, examinée à la fin de la période d'hibernation, III, larve prête à l'hibernation, n'ayant pas encore subi l'action du froid.

lution suspendue de nos *Muscides* ne sont autre chose que des organismes surintoxiqués par les produits d'excrétion urinaire qui les encombre. Cet état latent d'intoxication se traduit par une sorte de dépression physiologique, de torpeur ou d'*asthénie* spécifique, que l'hibernation doit combattre.

Manifestations extérieures et réalisation expérimentale de l'asthénie spécifique d'hibernation. Expériences diverses d'intoxication inhibitrice — L'intoxication profonde dont l'organisme des larves hivernantes est le siège se révèle, en effet, extérieurement par une sensibilité nerveuse moindre, en même temps que par un ralentissement marqué de la croissance. Ces effets sont surtout visibles chez les larves de *Mydaea*

platyptera. Même à la chaleur, les larves hibernantes de ce Muscide sont peu mobiles; elles ne se déplacent guère spontanément et restent le plus souvent inertes dans le compost humide d'excréments d'herbivores en décomposition où on les rencontre. Les mouvements de ces larves sont plus lents que ceux des larves d'été à la même température. Elles ne répondent pas aussi nettement aux excitations diverses.

Les larves de *Lucilia sericata*, malgré la diapause, manifestent une excitabilité plus marquée que les précédentes. Elles réagissent franchement et vigoureusement aux piqûres, se déplacent aussi de façon plus vive, à température favorable. Or, ces mêmes larves traduisent aussi un état d'intoxication beaucoup moins profond: L'asthénie spécifique peut être en effet vaincue chez ces larves par les excitants brusques, tandis qu'elle ne peut l'être chez les larves de *Mydva*. Nous voyons donc ici s'éclairer la nature de ces différences physiologiques: état d'intoxication accentué, paralysant complètement les ressources énergétiques de l'organisme, chez les unes; état d'asthénie plus superficiel et cédant à des secousses nerveuses brusques chez les autres.

Cette conception d'un état d'intoxication provoquant une asthénie plus ou moins profonde, nous pouvons d'ailleurs la vérifier directement par la voie expérimentale. Si l'arrêt métabolique est bien dû à une intoxication générale, on est, en effet, fondé à penser que toute cause nouvelle d'intoxication survenant chez des larves ayant subi l'épuration physiologique hivernale et prêtes à la nymphose, devra détruire les effets réactifs de cette désintoxication et provoquer un nouvel arrêt de développement. On peut également penser que par une intoxication artificielle on déterminera chez des larves d'espèces à développement continu (homodynames), une diapause expérimentale plus ou moins prolongée, équivalant physiologiquement à la diapause normale des espèces hétérodynames.

Pour vérifier ces hypothèses, je me suis adressé à des larves mûres de *Mydva platyptera*, de première et de seconde génération, ainsi qu'à des larves, prêtes à la nymphose, de la mouche domestique. Comme ces larves mûres ne s'alimentent plus, il était impossible de songer à les intoxiquer par la voie digestive. J'ai dû faire usage de poisons respiratoires, d'une toxicité relativement faible pour les larves et se rapprochant de l'intoxica-

tion par le gaz carbonique ou l'oxyde de carbone. Les anesthésiants ordinaires (éther, chloroforme) sont trop toxiques; le gaz carbonique, d'élimination trop rapide. L'emploi du gaz d'éclairage, mélangé à l'air à la pression normale, m'a donné satisfaction. Les expériences ci-après ont été réalisées.

1. — *Expériences démontrant la prolongation de la torpeur hivernale sous l'influence de l'intoxication gazeuse.*

L'expérience suivante a été réalisée avec des larves d'hiver de *Mydwa platyptera* ayant subi l'action normale du froid et prêtes à la nymphose.

Deux larves ont été choisies parmi un lot dont tous les représentants servant de témoins ont été trouvés pupifiés le 2 avril.

La larve n° 1, est soumise le 30 mars à une asphyxie partielle au gaz d'éclairage, en tube de verre bouché. Au bout de 2 heures, la larve complètement inerte, mais présentant des pulsations cardiaques conservées, est replacée dans son milieu ordinaire. Cette larve, le lendemain, a repris toute son activité, mais la nymphose est *retardée* jusqu'au 13 avril, soit d'environ deux semaines sur les témoins. L'adulte éclot normal le 27 avril.

La larve n° 2 est soumise le 1^{er} avril pendant 3 heures aux mêmes conditions d'intoxication par le gaz. Le 20 avril, cette larve n'est pas encore transformée. Elle subit à cette date une réintoxication prolongée pendant 4 heures. La nymphose a lieu le 5 mai, *après un retard de plus d'un mois sur les témoins*. L'adulte éclot normal le 18 mai.

On voit par ces expériences qu'il est effectivement possible de prolonger l'arrêt métabolique des larves hivernantes, par des intoxications nouvelles succédant à la période de désintoxication hivernale. L'action du gaz n'est évidemment pas identique à l'action intoxicante spécifique, de nature urinaire, qui provoque l'asthénie d'hiver des larves de Muscides. Mais elle permet des effets expérimentaux tout à fait semblables en suscitant, par une voie artificielle, des phénomènes physiologiques (intoxication) *analogues* à ceux qui la provoquent. Il est frappant de constater que pour chacune des larves expérimentées, l'action intoxicante a déterminé une prolongation à peu près semblable de la période diapausique, soit d'environ une quinzaine de jours, à deux reprises différentes pour la larve n° 2 qui a subi deux intoxications successives. Il est permis de penser que par des réin-

toxications répétées la diapause eut pu être prolongée pendant beaucoup plus longtemps encore.

J'ai réalisé comparativement les mêmes essais, sur des larves d'été de *Mydæa*, c'est-à-dire de la génération qui ne subit pas la diapause, et sur des larves de mouches domestiques, *Muscide* homodynames sans générations diapausiques. On pouvait se demander, en effet, si le même processus d'intoxication partielle ne déterminerait pas chez ces larves l'apparition d'une période d'inertie correspondant à la diapause normale d'hiver des formes précédentes. Les résultats ont été les suivants :

II. — *Expériences démontrant l'apparition d'une période d'arrêt métabolique par intoxication artificielle chez des Muscides non hibernants.*

Exp. I. — Une larve mûre d'été de *Mydæa* est soumise le 17 avril à l'intoxication par le gaz pendant une heure. La nymphose a lieu le 18 avril (retard de 48 heures sur les témoins).

Exp. II. — Une larve mûre d'été de *Mydæa* est soumise le 17 avril pendant 45 minutes à l'intoxication par le gaz. Le 20 avril elle subit une nouvelle intoxication pendant une heure. La pupe se forme le 22 (retard de 4 jours sur les témoins).

Exp. III. — Une larve mûre de Mouche domestique est soumise le 1^{er} avril à l'intoxication par le gaz pendant une heure. La nymphose survient le 3 avril (retard de 48 heures sur les témoins).

Exp. IV. — Deux larves mûres de Mouche domestique sont soumises le 1^{er} avril à l'intoxication par le gaz pendant une heure, puis placées à une température inférieure à 15° C. pendant 48 heures, à l'étuve à 25° C. le 4 avril. La nymphose a eu lieu les 5 et 6 avril (Retard de 4 à 5 jours sur les témoins).

On voit, par ces expériences, qu'il est possible effectivement de susciter chez des larves à développement sub-continu une période d'arrêt expérimental, correspondant physiologiquement à la diapause normale d'hiver. Cette période est d'ailleurs très courte et n'excède pas 48 heures dans les conditions où, pour les larves précédentes, le délai obtenu atteignait une quinzaine de jours. La brièveté de cette période artificielle est liée au fonctionnement intensif de l'appareil excréteur. Ces faits montrent, et nous le vérifierons plus loin, à l'aide de données diverses, que les larves des générations affectées par une torpeur d'hibernation sont bien normalement intoxiquées d'une façon profonde, ce qui ne leur permet pas de triompher aussi rapide-

ment que les autres des influences nouvelles d'intoxication que l'on fait agir sur elles.

Une expérience supplémentaire que j'ai réalisée comparativement sur des larves de même génération, les unes ayant déjà atteint leur période de diapause, les autres encore en cours de développement et n'ayant pas cessé de s'alimenter, témoigne encore nettement, au surplus, de la sensibilité particulière aux intoxications offerte par ces larves en cours de torpeur diapausique. J'ai placé, dans le même tube, des larves de *Mydæa* au troisième stade, mais n'ayant pas encore cessé leur alimentation, et des larves ayant cessé de s'alimenter depuis déjà plus d'une semaine, ce phénomène caractérisant l'avènement de la diapause d'intoxication. Les unes et les autres ont été soumises pendant deux heures à l'action du gaz d'éclairage. Les larves en cours de diapause se sont montrées complètement inertes à la fin de l'expérience et restèrent dans cet état pendant plus de 6 heures, tandis que les larves encore en cours de croissance n'ont jamais perdu la mobilité et étaient redevenues très actives, déjà deux heures après le retour à l'air libre.

J'ai pu également constater que les larves en asthénie d'hivernation sont beaucoup plus sensibles que les autres à l'action des anesthésiques (éther, chloroforme).

La torpeur affectant normalement les larves des générations hivernantes étant liée, pour nous, à la surcharge en produits d'excrétion non éliminés, il était permis de penser qu'en donnant à des larves de *Muscides* homodynames une alimentation azotée exclusive facilitant la surproduction des urates, on déterminerait également chez ces larves, au moment de la nymphose, une surcharge toxique propre à suspendre plus ou moins longtemps les phénomènes métaboliques. C'est bien en effet ce que vérifie l'expérience suivante.

III. — *Expérience démontrant l'apparition d'une période d'arrêt métabolique liée à la surcharge urinaire, chez la larve de Mouche domestique soumise à l'alimentation carnivore exclusive.*

Un lot de larves de Mouche domestique ont été nourries, à partir de l'œuf, sur testicule de rat (1). La croissance s'effectue normalement. Les larves

(1) Je dois les larves qui ont servi à cette expérience à l'obligeance de M. Des-

mûres abandonnent le milieu alimentaire le 24 juin. Placées à l'étuve à 25° C. ces larves restent mobiles, sans s'alimenter ; elles ne se pupifient que de *trois à cinq jours plus tard*. L'éclosion survient le huitième jour.

Des larves témoins nourries sur leur milieu ordinaire, le crottin de cheval, se nymphosent *douze heures* après la fin de l'alimentation. L'éclosion survient le septième jour.

On voit donc que le régime carnivore pur, engendre chez la larve de mouche domestique, un arrêt anormal de l'évolution au moment de la nymphose. Cette période d'inhibition ne peut correspondre qu'à des nécessités d'excrétion urinaire ; elle ne peut pas être attribuée à une insuffisance en matériaux alimentaires hydrocarbonés car les larves ont refusé de s'alimenter sur le crottin mis au moment de l'expérience à leur disposition.

a) *Démonstration, par la Cryoscopie, de la surcharge physiologique des larves hibernantes.* — On peut encore, au surplus, vérifier d'une autre manière les conceptions que nous avons émises au sujet de la nature de la diapause chez les larves ou les pupes d'hiver, et sur le rôle du froid dans leur réactivation ultérieure.

Si les phénomènes d'arrêt de développement spontané, dont les larves en cours de diapause hivernale sont le siège, ont bien leur origine immédiate dans la surcharge excrétrice, s'il s'agit bien en somme d'une intoxication générale de l'organisme par une accumulation excessive d'éléments de désassimilation, on est fondé à penser que l'étude cryoscopique du sang ou des humeurs, doit révéler chez les hibernants des modifications liées à un accroissement anormal de la concentration moléculaire.

Pour soumettre cette conception au contrôle de l'expérience, je me suis adressé aux larves de *Mydaa platyptera*. Le sang de ces larves était prélevé dans des tubes capillaires, par piqûre, et le point de congélation du liquide obtenu, immédiatement étudié après la ponction. Les résultats ont été les suivants :

cazeaux, qui a également constaté, chez des larves de *Stomoxe* nourries sur un milieu riche en azote (cervelle), un retard, dans l'évolution nymphale, de 3 à 4 jours sur les témoins (crottin de cheval), malgré une croissance très active.

Points de congélation notés :

I	{	Larves de génération de printemps (non hivernante) n'ayant pas achevé de s'alimenter.	{	— 7°8 à — 8° C.
		Larve de la génération hivernante n'ayant pas achevé de s'alimenter.		— 12° C.
II		Larves hivernantes mûres, n'ayant pas subi l'action du froid	{	— 12° à — 14° C.
III		Larves hivernantes mûres, ayant subi l'action de la glacière pendant 8 jours, et examinées 13 jours plus tard		— 7° C.

Ces expériences démontrent effectivement que la concentration moléculaire du plasma sanguin est beaucoup plus grande chez les larves hivernantes n'ayant pas subi l'action du froid, que chez les larves des générations d'été, à développement rapide, non affectées par la diapause. Elles établissent, de plus, qu'après un court séjour à la glacière, la concentration du milieu sanguin s'abaisse notablement et se rapproche de celle observée chez les larves des générations rapides avant la cessation de l'alimentation. Tout se passe comme si l'organisme subissait les effets, d'abord d'une déshydratation correspondant à la diapause, puis d'une réhydratation progressive. Ainsi se vérifient les effets de la décharge physiologique réalisée grâce à l'intervention d'une période de vie à basse température.

b) *Caractère héréditaire cyclique de l'asthénie spécifique chez les Muscides hétérodynames. Le rajeunissement rythmique des générations.* — Nous voyons désormais s'éclairer nettement la nature physiologique des différences évolutives constatées entre les Muscides *homo* et *hétérodynames*. Les premiers, comme nous l'avons dit, ont une puissance génératrice continue : les générations successives, quelle que soit la rapidité du développement, parfois si intense chez la Mouche domestique, ne s'épuisent jamais ; leur activité évolutive ne paraît point se ralentir et les individus tard venus dans la saison ne supportent point les conséquences du labeur physiologique excessif des générations précédentes. La reproduction intensive est donc permise à ces espèces, dont le fonctionnement parfaitement réglé de l'appareil excréteur prévient les tares séniles, l'épuisement et l'asthénie, dans les générations les plus tardives.

Tout autres sont les espèces hétérodynames, auxquelles leurs imperfections organiques ne permettent qu'une activité biologique intermittente. Il y a *désharmonie* entre la puissance multiplicatrice de ces espèces et leurs facultés physiologiques d'excrétion. Précocement surchargées par les poisons qu'entraîne le fonctionnement normal de leur activité, ces espèces lèguent à leurs générations tardives un patrimoine héréditaire d'intoxication qui les conduit rapidement à l'impuissance, à l'incapacité de développement. C'est alors que survient la diapause, coïncidant pour nos régions assez exactement avec l'hiver, circonstance heureuse, mais non voulue, qui permet aux générations épuisées de se refaire par une longue période de repos. Cette période de détente n'est pas seulement utilisée au bénéfice de l'organisme qui la subit ; elle l'est encore au moins à celui de la génération suivante. L'épuration physiologique prolongée à laquelle est soumise la génération larvaire ou nymphale en diapause, va permettre en effet le rajeunissement de celle qui précédera de cette génération réactivée.

J'ai pu démontrer le bien fondé de cette conception en réalisant l'éducation expérimentale suivie de l'Anthomyide *Mydava platyptera*, à partir des larves en asthénie d'hiver. Des larves hivernantes, ayant subi l'action du froid dans les conditions naturelles en novembre et décembre, ont été placées en janvier à la température d'été. Certaines d'entre elles se sont nymphosées dans le courant de février, dormant, en une quinzaine de jours, des mouches adultes qui se sont accouplées normalement et ont produit des pontes au début de mars.

La génération issue de ces pontes (génération normale d'été) a manifesté une rapidité de développement très grande, traduisant bien les effets du rajeunissement physiologique. Cette génération, en effet, à 22° C. a évolué en *dix-huit jours*, avec huit jours de vie larvaire. Des œufs pondus le 8 mars ont donné des adultes le 26 mars. Une autre ponte effectuée le 13 a donné des pupes le 23 mars et des adultes le 2 avril.

Les mouches provenant de cette génération d'été, à développement rapide, ont donné des œufs de nouvelle génération à partir du 7 avril. Nous avons obtenu des pontes les 7, 13, 22, 27, 28, 30 avril. Les larves issues de ces pontes, quoique éduquées dans les mêmes conditions et à la même température

d'étuve (22° C.) que les précédentes, ont manifesté, dès le début, un ralentissement notable de la croissance. Les premières larves mûres, ayant cessé de s'alimenter, n'ont été vues que le 22 mai, pour la génération du 7 avril. La croissance de ces larves a donc duré plus d'un mois, environ 45 jours au lieu de 8. La génération du 13 n'avait pas encore achevé sa croissance en 50 jours. Des larves en cours d'alimentation ont été encore rencontrées le 24 juillet, soit près de trois mois après la dernière ponte. Ici d'ailleurs il est possible que les médiocres qualités nutritives d'un milieu n'ayant pas été renouvelé, aient un peu influencé le retard évolutif.

Les larves mûres de cette deuxième génération se montrent affectées d'asthénie spécifique provoquant l'arrêt de l'évolution. Elles ne se nymphosent pas mais *hivernent*, même au cours du *printemps* et à une température d'été (de 25 à 35° C.). En deux mois et demi, nous avons donc réalisé expérimentalement le cycle complet des générations d'une année et nous sommes, au printemps, ramené aux larves hivernantes.

Ainsi, l'Anthomyide *Mydva platyptera* doit être considéré comme un Muscide à deux générations annuelles. La première génération, issue des mouches qui ont subi l'épuration d'hiver, est une génération dont le développement continu, exceptionnellement rapide, traduit bien les effets héréditaires de cette désintoxication. C'est une génération *rajeunie* dont l'activité biologique n'est pas suspendue au cours de son développement. Mais, cette continuité même dans l'activité biologique, si elle est sans effets sur cette génération elle-même, pèse lourdement sur la suivante à laquelle elle lègue des tares de fatigue précoce et d'intoxication.

Par le ralentissement général de son activité métabolique, précédant l'arrêt total qui survient au moment de la nymphose, la deuxième génération dénote, en effet, un état asthénique progressif. C'est une génération prématurément épuisée par l'effort métabolique de la génération antérieure. Le caractère héréditaire cyclique de cette asthénie ne saurait être mis en doute, puisque les conditions de milieu et de nutrition restent les mêmes pour les deux générations.

La nécessité où se trouve la génération asthénique de traverser une période de refroidissement prolongé, pour retrouver

son énergie évolutive, doit limiter normalement à deux le nombre des générations annuelles de ce Muscide. Il n'est cependant pas impossible qu'exceptionnellement un petit nombre d'individus de la génération asthénique parviennent à reprendre leur développement avant l'hiver, donnant naissance à une génération active tardive. On rencontre, en effet, à la fin de septembre, des larves de *Mydava* à développement actif, non hivernantes; mais, rien ne permet d'affirmer que ces larves accélérées tardives proviennent réellement d'une génération asthénique, ayant accompli son développement à la suite d'une période d'estivation, indépendamment du froid. On doit plutôt penser que la fécondité des individus issus de l'hiver se maintient pendant tout le cours de l'été, et que ces générations actives d'arrière saison procèdent de pontes tardives de femelles écloses au printemps.

On ne possède guère d'indications actuellement sur le nombre de générations annuelles présenté par les autres espèces de Muscides hétérodynames, notamment les Lucilies, les Sarcophages et les Calliphores. Il est possible que ce nombre, au minimum de deux, ne soit pas absolument fixe pour les espèces et que des variations se produisent dans l'époque des manifestations de l'asthénie préhivernale; que l'arrêt total de l'évolution se manifeste tantôt sur la larve même, tantôt sur la pronympe de la même espèce. Les conditions d'alimentation, plus ou moins riches en matières azotées, peuvent influencer directement sur la production des urates et modifier sensiblement le degré d'intoxication des générations diverses. Il y a ici matière à recherches ultérieures.

Pour une espèce donnée, considérée en général, l'époque des manifestations inhibitrices paraît varier notablement comme celle du réveil. Mais ces variations peuvent dépendre de l'époque des pontes et des conditions de développement antérieures. C'est ainsi que, dans un même lot de larves hivernantes de *Mydava platyptera* provenant d'un tas de fumier soumis au froid de l'hiver, les unes ont déjà donné naissance à des adultes au début de mars, tandis que d'autres sont encore à l'état de larves à la fin de ce mois. Les divergences constatées par PAXTEL pour un lot de pupes de tachinaires recueillies à une même époque sont plus saisissantes encore. Les unes se transforment

en quelques jours, tandis que les autres subissent la diapause hivernale. Il y a là un fait un peu troublant au premier abord et qui peut donner prise aux conceptions téléologiques : pour nous ces différences sont dues à ce qu'il ne s'agit pas d'une seule génération de la même mouche, mais du mélange de plusieurs générations de mouches différentes. Nos expériences nous permettent d'affirmer que des larves issues de la même ponte et soumises à des conditions de développement identiques ne diffèrent pas sensiblement les uns des autres dans les conditions de leurs manifestations d'asthénie.

Si l'on rassemble les données auxquelles nous sommes parvenus, on voit ainsi le mystérieux disparaître peu à peu devant l'étude des phénomènes. Il ne subsiste plus que la constatation d'une harmonie établie au mieux des intérêts de l'espèce, entre les circonstances de saison et les particularités physiologiques spéciales des différentes générations. Cette harmonie, si remarquable lorsque les espèces sont livrées aux conditions naturelles, peut être aisément déformée par les conditions expérimentales.

Nous voyons en effet, chez *Mydaa platyptera* élevée en série continue, à l'étuve, l'« hibernation » apparaître à la deuxième génération sans aucun rapport avec l'hiver, dès le milieu du printemps. Par le chauffage continu, c'est-à-dire par la suppression de la période de refroidissement hivernal, j'obtiens la conservation à l'état de larves, à la fin de mai, des individus hibernants provenant de l'automne précédent. Les larves de l'hiver passé et celles de l'hiver futur peuvent être ainsi réunies dans le même moment (fin mai) au laboratoire, sans qu'aucune considération de saison ou d'époque de l'année intervienne obligatoirement dans l'existence de ces générations.

2. L'Asthénobiose cyclique et l'Athermobiose réactivante spécifique.

Les phénomènes de léthargie ou de vie latente cyclique qui affectent les générations héréditairement intoxiquées des Muscides hétérodynames, peuvent être distingués sous le qualificatif général de phénomènes d'*asthénobiose*. Ils sont caractérisés, nous l'avons vu, par un état de dépression générale de l'organisme

larvaire ou nymphal, état d'asthénie lié à une surcharge en matériaux toxiques et qui proscrit l'achèvement de l'évolution. Cette période d'asthénobiose survient dans la vie de l'espèce comme une manifestation de sénilité précoce, vouant théoriquement à la mort, sans espoir de descendance, les individus qui en sont frappés, si les circonstances propres au rajeunissement de ces individus n'interviennent pas. C'est là un hiatus grave, une imperfection essentielle dans le cycle annuel des espèces.

Pendant la période d'asthénobiose, la continuité du cycle se trouve subordonnée tout entière au fonctionnement des organes excréteurs; et ce dernier nous le voyons lui-même placé sous la dépendance des conditions d'abaissement de température extérieure. Il faut le froid, pour réactiver l'évolution. A température d'été continue la vie de l'espèce se trouverait irrémédiablement compromise.

Nous connaissons déjà les secrets de cette intervention réactivante. Les expériences montrent tout d'abord que le froid n'agit pas à la manière d'un excitant brusque. Un froid, même très intense, n'est pas susceptible de déterminer la reprise de l'évolution s'il ne se fait sentir que pendant quelques heures. Il faut un refroidissement de longue durée, au minimum de trois semaines, semble-t-il, d'après nos expériences, pour réactiver l'organisme. D'autre part, il ne paraît pas nécessaire que le refroidissement atteigne le voisinage de 0° , ni qu'il se fasse sentir d'une façon continue. Nous avons vu qu'il suffit pour réactiver la pupa en asthénobiose de *Sarcophaga falcata*, de faire agir sur elle une température inférieure à 15° C. au moins pendant la nuit, mais pendant un temps prolongé.

Ce n'est donc pas, en propres termes, le *froid* qui intervient, mais *l'absence de chaleur*. Il faut que l'organisme astreint à une période d'épuration physiologique, soit maintenu au-dessous des limites de température qui conviennent à sa vie active. Nous avons fait comprendre pourquoi. A basse température, en effet, les échanges de nutrition sont extrêmement ralentis. Le fonctionnement rénal seul persistant, assure au mieux la désintoxication nécessaire, puisque la production urinaire est rendue très faible. Tandis qu'au-dessus de 15° C. les larves ou les pupes consomment rapidement leurs propres réserves et produisent en retour de nouvelles quantités de matériaux d'excrétion, il devient dès

lors impossible aux organes, sur lesquels repose le mécanisme de l'épuration, de réaliser celle-ci dans des conditions satisfaisantes. Sans cesse de nouvelles quantités d'urates viennent prendre la place des quantités extraites de l'organisme. L'épuration physiologique est rendue impossible, ou elle est alors si lente que l'organisme épuise les réserves indispensables à la nymphose avant d'avoir pu reprendre son évolution. Aussi voyons-nous les pupes de *Mydva platyptera* formées de façon tardive, à la suite d'un séjour prolongé des larves hibernantes à l'étuve, mourir toutes peu de temps après leur transformation (Exp. 4 D). De même font la plupart des larves maintenues à l'étuve de la deuxième génération (Exp. 6 D, B).

L'épuration réactivante des larves ou pupes de Muscides en asthénobiose ne peut donc être réalisée, dans les conditions normales, qu'à la faveur d'une période prolongée d'*athermobiose*, c'est-à-dire de vie sans chaleur, condition indispensable permettant de réaliser la suppression quasi totale des échanges nutritifs, tandis que le mécanisme de l'excrétion subsiste et se renforce progressivement. Au cours de cette période d'*athermobiose*, la vie de l'insecte, maintenu à une température inférieure à celle qui permet l'activité des échanges, n'est plus qu'une vie rénale, une vie d'excrétion. Par là nous apparaît le caractère indispensable de cette phase biologique : L'*athermobiose*, par son mécanisme épurateur, intervient dans le cycle des espèces hétérodynames comme le réactivant *spécifique* de l'évolution suspendue. *L'hibernation obligatoire correspond à une cure d'excrétion.*

Mais nous avons vu que la période d'*athermobiose* peut être remplacée, chez les larves faiblement intoxiquées de *Lucilia sericata*, par l'intervention de facteurs expérimentaux d'excitation. Les deux mécanismes de réactivation, l'un naturel, l'autre artificiel, pourraient sembler très éloignés l'un de l'autre comme mode d'action. Ils ne le sont cependant qu'en apparence. Dans l'un comme dans l'autre cas l'*asthénobiose* est rompue par la reprise de l'excitabilité générale, la fin de la dépression physiologique. Les excitants brusques agissent en coup de fouet, galvanisant les énergies vacillantes et faisant céder la torpeur sous des influences d'irritabilité qui paraissent pouvoir se ramener à des modifications brusques des concentrations moléculaires

internes. L'athermobiose parvient au même résultat, mais d'une façon plus lente, plus insensible ; l'organisme, lentement désintoxiqué, revient lentement aussi à ses énergies premières, sous des influences d'épuration qui se ramènent aussi, comme le démontre l'étude cryoscopique, à des modifications de concentration intérieure. Et c'est au cours de la longue période de temps perdu qui suit l'intervention de la phase réactivante, que peu à peu s'opère la reprise tonique de l'organisme.

On pourrait se demander comment s'effectue, chez les pupes en diapause, l'épuration physiologique nécessaire, puisqu'à ce moment les phénomènes histolytiques ont déjà commencé leur cours. Mais, précisément, chez les larves de Muscides, comme l'a montré PÉREZ, les tubes de Malpighi ne subissent pas l'histolyse. Ils se conservent et passent à l'adulte. Ils peuvent donc jouer leur rôle épurateur, mais sans éliminer au dehors les produits excrétés. Ils fonctionnent alors comme reins d'accumulation.

L'athermobiose et la distribution géographique des Muscides hétérodynames. — La subordination physiologique des Muscides affectés d'asthénobiose cyclique, à une période d'athermobiose réactivante, pose la question de savoir si le facteur hiver n'intervient pas obligatoirement dans le problème de la distribution géographique des Muscides hétérodynames. C'est là un aspect indirect, mais intéressant cependant, de la question qui nous occupe. Il semble bien, en effet, que les espèces dont le cycle évolutif est obligatoirement lié à l'action du froid, doivent être écartées, pour cette seule cause, des régions où il n'y a pas d'hiver.

C'est sans doute la raison pour laquelle nos mouches à viande *Calliphora erythrocephala* et *C. vomitoria*, de même que le Sarcophage ordinaire de nos régions *S. carnaria*, ne se rencontrent pas dans les régions équatoriales et tropicales, en dehors des localités d'altitude élevée. Nous voyons, au contraire, abonder partout dans ces régions, comme dans les régions froides, les Muscides homodynames comme la Mouche domestique et le Stomoxe, qui ne sont pas asservis à une période d'athermobiose réactivante.

Et cependant, d'autres espèces hétérodynames, comme *Lucilia sericata*, existent indifféremment dans les régions froides ou dans les pays tropicaux. Mais nous avons vu que

L'asthénie cyclique affectant cette espèce est peu intense et cède facilement aux interventions réactivantes. D'autre part, le gel n'est pas nécessaire pour favoriser la reprise de l'évolution. L'athermobiose peut se restreindre à une moyenne thermique peu inférieure à 15° C., au moins pour certaines espèces comme *Sarcophaga falcata*, espèce rencontrée dans des régions sans hiver rigoureux puisque BÖTTCHER (1) la signale de Tunisie. Dans beaucoup de contrées tropicales la moyenne nocturne, pendant les saisons sèches, peut réaliser aisément l'abaissement thermique nécessité par ces espèces. La coexistence dans nos régions et en Afrique tropicale du *Sarcophaga nurus* (*haemorrhoidalis*) est liée ainsi sans doute aux faibles exigences d'athermobiose de cette forme.

Inversement, nombre d'espèces répandues dans les régions tropicales ne fréquentent point les nôtres : ainsi, les *Chrysomya* (*Pycnosoma*), espèces apparentées aux Lucilies et vivant de la même manière qu'elles, à l'état de larves sarcophages. On ne peut penser qu'il s'agisse là de formes homodynames, à reproduction continue toute l'année ; l'abondance de ces mouches est en effet beaucoup moindre pendant la saison sèche (froide) que pendant la saison des pluies ou saison chaude. Cette constatation porte à penser que ces espèces traversent également une période d'arrêt métabolique ou d'asthénobiose cyclique. Mais peut-être la réactivation n'est-elle plus subordonnée ici à une période d'athermobiose ; peut-être intervient-il, dans la vie de ces espèces, un phénomène équivalent d'estivation sur lequel nous aurons à revenir, dépendant ou non du dessèchement ou de l'anhydrobiose.

III

L'ASTHÉNIE SPÉCIFIQUE ET LA QUESTION DES MÉTAMORPHOSES

Les phénomènes d'arrêt cyclique du métabolisme étudiés chez nos Muscides méritent une attention particulière si l'on se

(1) *Deutsche Ent. Zeitsch.*, 1913, p. 13.

place au point de vue théorique, si discuté et si obscur, du déterminisme de la métamorphose. Ce n'est pas ici le lieu de s'étendre d'une façon spéciale sur ce sujet ; mais, si l'on se rend compte que l'intervention des facteurs asthéniques ou inhibiteurs, qui suspendent le cycle évolutif de nos Muscides, porte souvent sur le moment même où doivent apparaître les premiers phénomènes de la métamorphose, on saisit tout de suite l'intérêt nouveau qui s'attache à leur connaissance précise. Ces facteurs, susceptibles chez la larve de *Lucilia sericata*, de *Mydara platyptera* de suspendre complètement ou de retarder pendant un temps prolongé l'apparition des transformations nymphales, doivent apparaître, sinon comme déterminants directs, au moins comme régulateurs spécifiques de la métamorphose et peuvent nous éclairer de façon précieuse sur les origines physiologiques et le déterminisme intime de ce phénomène.

Il faut remarquer tout de suite que la diapause d'hibernation chez nos Muscides ne porte pas, chez toutes les espèces, sur le même stade évolutif. Pour les deux espèces précédentes, elle se présente précisément à la période où l'on devrait voir se produire les processus initiaux de l'histolyse, c'est-à-dire à la phase du *déclenchement*, sur laquelle plane le mystère le plus complet. Pour d'autres espèces, comme *Sarcophaga falcitata*, les Calliphores, les nombreuses espèces de Tachinaires notées par PANTEL, l'arrêt ne se déclare que beaucoup plus tard, après les premières manifestations de la nymphose. Que les causes soient identiques cela ne saurait faire de doute, mais le moment varie et l'intérêt biologique du premier cas nous paraît le plus évident.

S'il faut avec KOROTNEFF, DE BRUYNE, KARAWAJEW, TERRE, ANGLAS, BERLESE, BATAILLON, GIARD et nombre d'auteurs, chercher dans certaines perturbations physiologiques résultant de l'inanition, de l'asphyxie, l'origine des phénomènes de nécrobiose d'où procèdent les transformations caractérisant les métamorphoses, que peut-on penser de nos larves d'hiver de *Mydara* ou de *Lucilia*, larves mûres et repues, en mêmes conditions physiologiques que les larves prêtes à la nymphose et qui cependant ne se transforment point ? Si les conditions physiologiques d'inanition ou d'asphyxie interviennent dans le déterminisme des métamor-

phoses, elles ne sauraient nous apparaître que comme facteurs secondaires, surajoutés et non vraiment déterminants. Qu'il s'agisse, à l'origine des processus de transformation, de phénomènes lytiques ou phagocytaires, comment se fait-il que chez ces larves d'hiver, même placées à une température d'été, excitables et mobiles, la vie larvaire se prolonge ainsi, d'une façon quasi indéfinie sans qu'apparaissent les processus de nécrobiose, alors que ceux-ci surviennent si rapidement, en moins de quinze jours, chez les larves au même stade des générations estivales? On sent très bien que dans la solution de cette question réside tout le problème de la métamorphose.

Or, nous avons montré que la caractéristique physiologique des larves hibernantes réside dans leur état d'asthénobiose provoqué par une intoxication latente; et, que la reprise des processus évolutifs est liée à une *réactivation*, c'est-à-dire au rétablissement par épuration physiologique de l'excitabilité générale.

L'étude de la réactivation, par les excitants brusques, des larves de *Lucilia sericata*, présente ici un intérêt tout particulier. Elle nous montre en effet, chez ces larves, l'activation qui déclenche la métamorphose comme subordonnée aux mêmes influences que celles dont les expériences de LOEB, de DELAGE, de GIARD, de BATAILLON, etc. ont fait ressortir la généralité dans la parthénogénèse ovulaire. Il me semble qu'en rapprochant ces données expérimentales des faits morphologiques connus à l'heure actuelle sur le développement et les métamorphoses des insectes, on peut se représenter assez nettement la nature des phénomènes de la métamorphose et les influences immédiates qui conditionnent celle-ci.

Si l'on se reporte aux faits morphologiques de la métamorphose, établis, depuis la découverte par WEISMANN du rôle des disques imaginaires, par les nombreux auteurs qui ont corrigé et précisé ses observations, en particulier par CH. PÉREZ, on peut dire que ce qui domine l'histoire des Insectes Holométaboles, c'est l'emboîtement de deux embryologies distinctes dans un seul et même organisme.

L'embryogénie larvaire, édifiée chez les Insectes holométaboles, comme l'exprime LAMEERE, suivant un sens adaptatif particulier, s'est différenciée sous des influences vraisemblablement néogénétiques de croissance et de nutrition active. Mais, à l'in-

térieur de l'organisme larvaire ainsi différencié en un être à part, de nutrition et de croissance, nous trouvons très précocement ébauché et frappé d'inertie l'organisme imaginal. Ce dernier demeure à l'état embryonnaire jusqu'à la fin de la croissance larvaire, où il entre en activité brusque de développement pour des raisons inconnues. Or, nos recherches sur *L. sericata* et *M. platyptera* montrent que ces raisons ne sont pas liées, au moins immédiatement, à un affaiblissement particulier de l'organisme larvaire, mais au contraire à une exaltation brusque de l'activité embryogénique imaginale soumise à des influences d'excitation générale liées à la désintoxication.

La larve est un complexe biologique, un *conobium* au sens de GIARD, comprenant l'organisme larvaire bien développé et différencié, et l'organisme embryonnaire imaginal emboîté. Ces deux individualités, indépendantes par leur nature morphologique, sont reliées entre elles par des liens de dépendance physiologique étroits, comme les gonades le sont par rapport à l'organisme général. Il s'établit entre ces deux organismes larvaire et imaginal résultant du conflit de deux adaptations et de deux hérédités différentes, des actions de concurrence biologique qui sont tout le problème de la métamorphose. Au début, l'organisme imaginal est inhibé, frappé de *diapause* à l'intérieur de l'organisme larvaire plus actif; et les raisons de ce maintien à l'état latent nous sommes en droit, d'après les observations que nous avons rapportées, de les considérer comme liées à des actions d'intoxication.

Rien ne démontre mieux, en effet, l'indépendance morphologique et la dépendance physiologique réciproque des deux organismes unis dans le complexe larvaire, que les phénomènes observés chez nos larves hivernantes. Pendant toute la période d'asthénobiose et d'épuration physiologique, nous voyons l'organisme larvaire réussir à conserver très longtemps son individualité aux dépens de l'organisme imaginal inhibé dans son développement. C'est seulement lorsqu'à la suite du fonctionnement persistant des organes d'excrétion la décharge des matériaux toxiques a pu se réaliser, que nous voyons l'organisme imaginal reprendre brusquement une activité biologique suspendue depuis l'origine. La reprise de cette activité marque, dès lors, le déclin rapide de l'organisme larvaire.

Ce sont donc les conditions physiologiques internes de la larve, qui régissent elles-mêmes la durée de la vie larvaire, par l'entrave plus ou moins prolongée qu'elles exercent sur les manifestations métaboliques imaginale. Tant que l'embryon imaginal reste *dominé* par les conditions inhibitrices internes, facteurs d'intoxication résultant du métabolisme larvaire lui-même, nous voyons la larve maintenir l'intégrité de son existence individuelle, et cela dans des limites très éloignées, pouvant aller jusqu'au terme théorique de la mort naturelle après des mois de vie sans métamorphoses, à température d'été.

Mais dès que les conditions intérieures deviennent favorables à la reprise de l'activité imaginale, alors très rapidement cet organisme embryonnaire en croissance provoque la destruction de celui qui l'abrite.

Le déclenchement des métamorphoses résulte donc d'une rupture d'équilibre entre les facteurs de concurrence des deux organismes, emboîtés l'un dans l'autre en vertu du conflit d'influences héréditaires néo et palingénétiques. Les métamorphoses ne sont pour nous que la conséquence d'un dualisme embryologique, d'un processus d'embryogénèse diphasique, de diontogénèse comme on pourrait l'appeler, dans lequel deux différenciations individuelles se font jour successivement au sein d'une même entité morphologique apparente.

Dans la mise en train de la métamorphose, un fait doit appeler immédiatement l'attention. C'est que les transformations ne surviennent que lorsque la larve ne peut plus s'accroître. Nous retrouvons ici une application nouvelle du vieux principe formulé par H. Spencer, de l'antagonisme entre la genèse et la croissance, entre la genèse et le développement. Au point de vue qui nous occupe, cette constatation peut s'interpréter comme la conséquence d'une diminution des sécrétions actives de l'organisme larvaire, dont le métabolisme s'est atténué par le vieillissement; ce qui se formulerait de la façon suivante: L'équilibre d'intoxication qui maintient à l'état latent, dans l'organisme larvaire, l'embryon imaginal emboîté, ne peut être rompu que lorsque le premier est parvenu au terme de sa différenciation et a achevé son alimentation.

On pourrait penser, en effet, que si la mise en activité de l'embryon imaginal ne dépend que des conditions de désintoxication

du milieu intérieur larvaire, ou d'excitants brusques extérieurs, il serait facile de provoquer expérimentalement chez des larves de tout stade, par le jeûne ou des excitants appropriés, des processus au moins partiels de métamorphose. Or, si l'on tente l'expérience, comme je l'ai réalisé sur des larves de mouches soumises d'abord au jeûne, puis à l'action d'excitants brusques, on n'obtient que des résultats négatifs. Il est facile de comprendre les raisons de ces échecs. Elles sont de même nature que celles qui entravent la reprise du développement chez des larves en asthénobiose soumises à l'action de la chaleur. C'est que le jeûne, dans un organisme en cours de croissance active, loin de susciter une décharge en matériaux de désassimilation, une épuration physiologique du milieu intérieur, tendrait plutôt à accroître la production des urates, par la consommation active des réserves. En fait, chez les larves de mouches soumises au jeûne, même mortes d'inanition, les tubes de Malpighi se montrent surchargés d'urates comme chez les larves en cours d'alimentation active. Ce n'est donc que chez des larves ayant à peu près terminé leur croissance, n'ayant plus de besoins alimentaires impérieux à satisfaire, que les processus d'épuration libérant l'organisme imaginal de sa torpeur, vont pouvoir se réaliser. L'expérience suivante le démontre.

Exp. — J'ai pris des larves de mouche domestique au troisième stade, prêtes à la maturité quoique encore en cours d'alimentation. Je les ai soumises pendant 48 heures au jeûne absolu, en milieu humide, à une température de 20° C. Puis ces larves ont été placées à 0° pendant 10 minutes. Rendues complètement inertes par ce refroidissement brusque elles ont été portées brusquement à la température de 35° C. *Moins de deux heures après, une nymphose s'est manifestée.* La pupe, anormale, de petite taille, n'aurait sans doute pas pu donner naissance à un adulte, mais le processus de déclenchement de la métamorphose n'en a pas moins été obtenu, précocement, par des excitants artificiels.

Des nymphoses anormales portant sur des larves demeurées naines par défaut d'alimentation peuvent être fréquemment obtenues, on le sait, chez les insectes, mais toujours à la condition que l'organisme larvaire ait atteint sensiblement le terme de ses facultés propres de croissance, et de différenciation histologique.

Tous ces faits confirment l'identité des processus qui interviennent dans la libération de l'organisme imaginal, aussi bien à l'époque normale de la nymphose, que lorsque celle-ci se trouve brusquement suspendue par une période d'asthénobiose plus ou moins prolongée. La réactivation de l'embryon imaginal n'est possible que lorsque l'organisme larvaire *vieilli*, a cessé d'avoir une vie vraiment active, un métabolisme de croissance. A ce moment, son action dominante sur le deuxième organisme s'atténue. C'est alors seulement que l'équilibre d'intoxication inhibitrice peut être rompu par voie d'épuration physiologique, de manière à permettre les manifestations de la deuxième ontogénèse qui se greffe sur la première. Ces phénomènes rentrent dans le cadre des phénomènes de concurrence. Ils sont de même nature que ceux qui président à la maturation génitale, manifestation tardive de l'ontogénèse qui survient également lorsque la croissance de l'organisme somatique tend vers ses fins. Nous indiquerons plus loin, à propos de l'hibernation des Anophèles, des faits qui appuient entièrement cette conception.

L'asthénobiose d'intoxication qui frappe à l'intérieur de l'organisme larvaire en cours de croissance, l'organisme embryonnaire imaginal, n'est en effet qu'un cas particulier de ces manifestations physiologiques réversibles qui affectent si souvent les dualismes morphologiques comme les associations parasitaires. On ne peut mieux comparer le complexe biologique larvaire d'un Insecte holométabole qu'au cœnobium parasitologique constitué, par exemple, par une larve de Diptère ou d'Hyménoptère entomobie, et son hôte. Différents auteurs, en particulier PANTEL, ont déjà insisté sur l'asthénie particulière que manifestent, presque toujours, à leur tout premier stade évolutif, les larves de Tachinaires endo-parasites. Au début de leur introduction dans l'hôte elles sont lentes et paresseuses, et cet état latent ne peut résulter que du conflit parasitaire, les réactions humérales de l'hôte créant un milieu toxique contre lequel il leur faut réagir, ainsi que contre les conditions asphyxiques. En particulier, lorsque les parasites ont réussi à triompher de ces dernières, la croissance s'établit rapidement et les conditions du complexe se trouvent inversées : le parasite détruit son hôte. C'est le tableau fidèle de ce qui se produit chez les

Insectes holométaboles, caractérisés par leur particularité de dualisme embryogénique : la première ontogénèse asservit d'abord la seconde ; mais, ultérieurement, les conditions qui maintiennent en état de latence l'embryogénèse imaginale disparaissant, la deuxième ontogénèse se réalise aux dépens de la première.

Ainsi, nous sommes amenés à concevoir le déclenchement des métamorphoses chez les Insectes comme résultant d'une inversion dans les conditions toxiques du milieu larvaire, d'abord inhibitrices pour le développement imaginal. La métamorphose nous apparaît comme la conséquence d'une *désintoxication* plus ou moins brusque, liée avant tout à l'achèvement de la croissance de l'organisme larvaire, dont les organes d'excrétion, jusqu'alors *insuffisants*, surchargés par une activité métabolique intense, peuvent désormais mieux assurer l'épuration physiologique obligatoire. Chez des organismes surintoxiqués héréditairement, comme les larves de la génération d'hiver de nos Muscides, cette période de désintoxication dure longtemps ; l'organisme imaginal, à l'état embryonnaire, a subi profondément, comme l'organisme larvaire tout entier dont les manifestations biologiques sont lentes, les effets de l'intoxication héréditaire. Il ne peut retrouver son activité métabolique normale qu'après un long délai d'épuration. Chez des organismes moins profondément intoxiqués, au contraire, comme les larves d'Insectes qui ne subissent pas la diapause, le délai d'épuration peut-être très court, mais il n'en existe pas moins. On retrouve toujours, en effet, entre le moment où la larve cesse de manger et celui où elle se transforme, une période de repos plus ou moins longue au cours de laquelle l'organisme procède à sa rénovation intérieure.

C'est, dans beaucoup de cas, d'abord l'évacuation du contenu intestinal, puis la mise en charge rapide du corps adipeux, puisant largement dans le milieu sanguin à la fois les substances de réserve et les produits urinaires. Très souvent, en effet, comme chez les Muscides, d'après les observations de BERLESE, reprises et conçues sous leur forme exacte par CH. PÉREZ, c'est à ce moment que les urates, en s'accumulant dans les éléments adipeux, traduisent directement l'activité dépurative complexe de ce tissu qui s'exerce sur le milieu intérieur.

On ne saurait, d'ailleurs, mesurer la désintoxication du milieu intérieur des larves, à l'abondance relative des urates dans les cellules adipeuses. Il y a des cas, comme chez les Glossines, où, à la nymphose, on ne relève pas la présence de produits d'élimination urinaire dans ces cellules. Mais dans ce cas, très particulier comme je l'ai indiqué dans un précédent travail ⁽¹⁾, l'apparition des processus de la nymphose n'en est pas moins marquée par une modification importante du milieu intérieur : le plasma intestinal s'extravase en grande quantité dans la cavité du corps, diluant ainsi les éléments toxiques du milieu, et contribuant directement à sa rénovation.

La remise en mouvement de l'activité embryonnaire imaginale, consécutive à ces périodes de désintoxication intérieure, se ramène sans doute à des excitations cellulaires liées aux changements de concentration moléculaire du milieu, dues à l'élimination des produits de surcharge. Le fonctionnement épurateur réalise des conditions de déshydratation intérieures qui réagissent sur les éléments embryonnaires d'une manière excitatrice. Nous sommes ici ramenés à ces influences tonogamiques dont Giard a montré la grande généralité dans les modalités diverses de reprises de l'activité. C'est donc à des actions excitatrices que se relie, en dernière analyse, les processus d'athermobiose et ceci nous fait mieux comprendre comment, dans certains cas, ces processus peuvent être remplacés par des excitations directes d'une autre nature (excitants mécaniques etc.).

Quel que soit le processus, dans les modalités diverses qui le caractérisent, on doit reconnaître que le déclenchement brusque de l'activité imaginale, c'est-à-dire l'apparition des phénomènes de la nymphose, se trouve toujours subordonné à l'épuration physiologique d'un milieu primitivement surchargé par les produits d'une activité de croissance intensive, à laquelle a succédé une inertie métabolique relative. Et ce qui renforce encore cette conception du rôle capital joué dans le déclenchement de la métamorphose par les organes d'excrétion, c'est que ceux-ci, pendant la période où la croissance est achevée et l'organisme larvaire repu, conservent toute leur activité fonction-

(1) *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XXXIII, n° 8, août 1919.

nelle ; ils travaillent à plein rendement, même chez les larves surintoxiquées, pendant la phase d'asthénobiose naturelle ou provoquée.

Cette interprétation n'est nullement incompatible avec l'observation faite par nombre d'auteurs que les conditions de jeûne ou d'asphyxie peuvent favoriser la métamorphose. Ces influences, lorsqu'elles s'exercent sur l'organisme larvaire *en fin de croissance*, hâtent l'atténuation de ses énergies métaboliques, diminuent ses sécrétions toxiques *dominantes* pour l'embryon imaginal. Mais, si l'on soumet des larves prêtes à la nymphose à des conditions qui accroissent au contraire la toxicité de leur milieu intérieur, on ne les voit point se métamorphoser. Nous en avons déjà indiqué plus haut des exemples, en soumettant des larves de *Mydæa* à l'action de gaz toxiques. Si l'on soumet de même ces larves, ou celles de la mouche domestique, à une anhydrobiose intensive, elles meurent lentement, sans commencer même à se pupifier.

On pourrait démontrer aussi que les phénomènes de mue ou de rénovation épithéliale correspondent également à des crises ou *cures* de désintoxication. Le liquide exuvial qui est excrété abondamment sur toute la périphérie du corps et renferme des produits d'élimination, traduit la nécessité d'une élimination supplémentaire de produits toxiques ou de surcharge, phénomène suivi d'une activité de croissance nouvelle. Le processus des mues, qui s'accompagne aussi de périodes d'asthénie temporaires, relève essentiellement, selon nous, de l'insuffisance fonctionnelle des organes urinaires au cours des périodes de grand métabolisme.

Il serait permis d'objecter à nos conceptions sur le déterminisme de la métamorphose le fait que, dans l'organisme larvaire en voie de destruction, tous les organes ne subissent pas les effets de la nécrobiose, et que ceux qui sont atteints par les processus histolytiques ne le sont pas tous au même moment. Si la métamorphose est bien provoquée par le réveil de l'organisme imaginal embryonnaire, rappelé à l'activité par une phase de désintoxication antécédente, si la destruction larvaire a pour cause directe l'action toxique exercée sur les organes de la larve par l'embryon imaginal en développement, on ne voit pas bien

pourquoi cette action toxique ne porte que sur certaines catégories d'organes et non sur tous.

Mais cette objection n'est qu'apparente. Il est de fait que les phénomènes d'histolyse ne s'observent pas simultanément sur tous les organes larvaires. Il en est même qui subsistent intégralement pendant toute la métamorphose et passent à l'imago sans subir d'autres transformations qu'un remaniement sur place : tels les tubes de Malpighi, comme l'a établi PÉREZ chez les Muscides. Mais les organes larvaires ne sont pas tous au même degré de spécialisation, et ce qui disparaît précisément, comme le constate cet auteur, ce sont les organes les plus spécialisés de la larve. Or cette spécialisation accentuée, définitive et irréversible, indice d'une évolution terminée, est aussi la marque de la vétusté. Ces organes mûrs ne peuvent plus supporter les conditions de milieu nouvelles qui leur sont faites, dès l'avènement de la nouvelle embryogénèse, et disparaissent par conséquent les premiers, tandis que les organes dont la croissance ou la différenciation ne sont pas encore définitives résistent, en se modifiant plus ou moins, aux conditions de la vie imaginale.

Ainsi, à la lumière des faits révélés par l'étude des phénomènes d'asthénobiose chez les Muscides, nous sommes amenés à définir la métamorphose comme une crise d'embryogénèse imaginale, consécutive à une phase d'épuration physiologique antécédente, chez un organisme à évolution diontogénétique (embryogénèse diphasique).

On peut comprendre de la même manière, également, le mécanisme des phénomènes de progénèse ou de pœdogénèse, qui sont, comme l'a remarqué Giard, toujours caractérisés par un arrêt de développement. Ici, l'embryogénèse imaginale se trouve entravée, dans son apparition, *par une crise plus précoce de maturité génitale*, dont les manifestations liées aux mêmes causes sans doute que la précédente, provoquent à l'égard de l'embryon imaginal les mêmes effets inhibiteurs toxiques que l'embryogénèse larvaire. Dans ces conditions, l'embryon imaginal, devancé dans son développement par celui des gonades, demeure à l'état latent, permettant ainsi à l'organisme larvaire, non détruit, de subsister indéfiniment comme le fait celui de nos larves de Muscides en cours d'asthénobiose. Nous

verrons, par le cas des Culicides hivernants, que l'activité des gonades obéit, en effet, aux mêmes influences d'inhibition toxique que l'embryogénèse imaginale elle-même (V. page 330).

Ces conceptions relatives à la métamorphose des Insectes peuvent-elles dépasser le cadre relativement spécial de ces organismes et être étendues à la série zoologique? Nous pensons que oui, et qu'elles se vérifieront dans tous les cas où l'évolution des organismes comporte des phénomènes d'histolyse suivis d'organogénèse ou d'ontogénèse nouvelles. La métamorphose, qu'il s'agisse des larves d'Echinodermes ou de Bryozoaires, des têtards d'Ascidies ou de Batraciens, suppose toujours des phénomènes d'embryogénèse ou d'organogénèse à plusieurs phases. La phase qui doit donner naissance à l'organisme définitif, nous la voyons également survenir chez un organisme larvaire dont la croissance active est achevée, et dont les fonctions excrétrices sont intactes. La crise de nouvelle ontogénèse nous apparaît comme vraisemblablement toujours subordonnée à une phase antécédente de désintoxication dynamogène.

L'existence de sécrétions particulières, comme celles de la thyroïde, activantes de la métamorphose chez les batraciens, n'enlève rien à cette conception générale. Ces sécrétions entrent en jeu comme première conséquence des manifestations métaboliques imaginaires; ce sont en effet, comme pour les insectes, les sécrétions actives de l'organisme embryonnaire définitif, réveillé de sa torpeur, qui provoquent la nécrobiose des organes appelés à disparaître.

IV

CYCLES ASTHÉNIQUES ET INFLUENCES RÉACTIVANTES DANS LA NATURE

L'étude des phénomènes d'arrêt cyclique de l'activité métabolique, liés à l'intoxication héréditaire, chez les Muscides, nous a amené à comparer, d'après les données qui se dégagent de ces recherches, les différents phénomènes de vie latente ou d'arrêt de développement spontanés, observés dans la nature, suivant le

cycle des individus ou celui des espèces. Cette comparaison permet, comme on le verra, d'établir des liens instructifs entre des phénomènes jusqu'ici conçus généralement comme indépendants les uns des autres, et jette quelque lumière sur la nature et les causes encore obscures d'un certain nombre d'entre eux.

1. Vie latente, Fatigue et Intoxications.

On peut faire ressortir tout d'abord que la plupart des processus de vie latente, en dehors de ceux qui sont directement provoqués par le froid, se ramènent à des processus asthéniques liés à la fatigue, à l'épuisement précoce et à l'intoxication superficielle, chez des organismes, des organes, ou des éléments histologiques aptes à un rajeunissement ultérieur. Nos conceptions à ce sujet, issues d'une comparaison attentive avec les phénomènes observés chez les Muscides, sont voisines de celles qui ont fait l'objet de développements récents de la part de CH. CHILD ⁽¹⁾. En particulier, dans ses expériences sur la Sénescence et le Rajeunissement des Planaires ⁽²⁾, cet auteur arrive à des conclusions identiques aux nôtres. Il montre que la sénescence, caractérisée par une diminution du métabolisme résultant de l'accumulation de substances gênantes, peut aboutir chez les organismes inférieurs à la vie ralentie. Les anesthésiques, l'alcool, qui exercent sur les éléments vivants une action toxique, ont des effets d'autant plus marqués sur les individus que leur métabolisme est moins actif : moins les organismes sont atteints de sénilité, plus ils résistent à l'action des toxiques.

Les expériences relatées précédemment, dans lesquelles j'ai soumis les larves asthéniques de Muscides à des actions sur-intoxicantes, m'ont conduit exactement, comme on l'a vu, aux mêmes conclusions. L'action des gaz toxiques, du chloroforme, de l'éther est beaucoup plus rapide, contrairement à ce que l'on pourrait penser, sur les larves en état de vie ralentie, à la période d'asthénobiose, que sur les larves en activité d'évolution. Les organismes qui déjà subissent les effets d'une intoxication spécifique, sont plus sensibles que les autres à des into-

⁽¹⁾ *Senescence and Rejuvenescence. The University of Chicago Press* (Analyse in *Année biologique*).

⁽²⁾ *Arch. Ent. Mech.*, t. 31, 1911.

xications surajoutées. Ainsi, le sommeil d'hiver de nos larves de Muscides doit bien être conçu comme une forme de sénescence, un résultat de fatigue cyclique; il ne différerait donc point fondamentalement dans son essence des phénomènes de fatigue et de sommeil journaliers.

Nombre de phénomènes d'arrêt métabolique apparaissent sous la dépendance initiale de la déshydratation. Ce sont les phénomènes d'*anhydrobiose* de Giard. En allant au fond des choses, on peut se demander si ce ralentissement des processus vitaux sous l'influence de la privation d'eau, n'est pas en rapport avec une concentration anormale et plus ou moins toxique du milieu intérieur, résultant d'une déshydratation exagérée de l'organisme. Mais, très souvent, ainsi que nous le montrerons plus loin, l'anhydrobiose ne provoque pas directement la vie latente. Celle-ci survient en raison de conditions physiologiques internes qui sont évidemment de même nature que celles qui provoquent les arrêts spontanés hivernaux. Dans les deux cas, il s'agit pour nous de phénomènes liés à la concentration toxique du milieu intérieur, surchargé par les éléments d'excrétion. TOWER a constaté, par exemple, chez les Coléoptères du *g. Leptinotarsa*, que ces insectes, aussi bien lorsqu'ils hivernent que lorsqu'ils estivent, *se déshydratent*. Le sommeil qui les affecte au cours de l'été ou de l'hiver est donc physiologiquement de nature semblable et provoqué par des conditions internes de surcharge analogues à celles que l'étude cryoscopique nous a permis de déceler chez nos Muscides hibernants. La vie latente d'été, comme celle d'hiver, semblent se ramener, en dernière analyse, à une asthénie provoquée par la concentration anormale du milieu intérieur, une intoxication provoquée par l'accumulation des éléments de désassimilation qui paralyse les échanges vitaux des organismes. Cette explication, qui semble plausible, rattache intimement les phénomènes diapausiques provoqués par la sécheresse à ceux provoqués par le froid. Nous aurons d'ailleurs lieu d'établir l'identité de ces deux catégories de processus, en faisant ressortir l'analogie étroite des effets réactivants de l'athermobiose et de l'anhydrobiose.

L'asthénobiose ou vie latente provoquée par les intoxications propres des organismes représente physiologiquement un phé-

nomène très voisin de la léthargie provoquée par l'intoxication paralysante, dont font usage nombre d'hyménoptères prédateurs pour l'approvisionnement de leurs nidifications. L'action neurotoxique du venin des Odynères, des Ammophiles, etc., agit sur les proies de manière à immobiliser plus ou moins complètement ces dernières, déterminant une asthénie d'intensité variable, mais favorable à leur conservation prolongée à l'état vivant. La seule différence c'est qu'ici les effets toxiques, agissant d'une façon élective sur les éléments nerveux, ne permettent pas, le plus souvent, à l'organisme intoxiqué par le venin de récupérer son énergie ultérieurement. On voit parfois cependant survenir une reprise partielle de l'activité après le choc paralysant initial.

Expérimentalement, on peut, par l'injection de substances plus ou moins toxiques dans la cavité du corps des insectes, déterminer l'apparition de phénomènes d'asthénie variables, allant jusqu'à la léthargie complète, plus ou moins définitive. Fabre a déjà montré que l'injection d'acides au niveau des ganglions déterminait des actions paralysantes. J'ai réalisé par des injections d'aldéhyde et d'acide formique, d'acide lactique, d'acide acétique dans le corps de chenilles, d'Orthoptères, de Diptères, d'Hyménoptères variés, des expériences de même nature. L'action de l'acide lactique, qui est un produit normal de l'activité métabolique, et qui intervient notamment dans la fatigue, comme l'un des excreta de la contraction musculaire est, au point de vue qui nous occupe, surtout intéressante à envisager ; mais ses effets ne sont pas différents de ceux des autres produits organiques précédents, également fréquents dans l'organisme des insectes. J'ai obtenu avec l'aldéhyde formique, sur des chenilles de Noctuelles, de *Chelonia*, de *Pierides* etc. des intoxications déterminant la léthargie immédiate et complète, avec réveil intégral au bout de un à quatre jours.

Tous ces exemples confirment l'identité des processus spontanés de ralentissement métabolique, chez les larves hibernantes, avec les processus d'intoxication ou de fatigue. Nous trouverons encore, en nous adressant aux Insectes, d'autres arguments en faveur de cette thèse. La raison immédiate du ralentissement des phénomènes vitaux dans les actions toxiques ou anesthésiantes, semble résulter, avant tout, des entraves apportées au mécanisme des oxydations. Or, on peut facilement, par l'asphyxie,

la privation d'oxygène, déterminer chez les larves de Muscides des phénomènes de léthargie, avec conservation prolongée des pulsations cardiaques, malgré la mort apparente. Une larve en diapause de *Mydva platyptera*, immergée pendant 48 heures dans de l'eau privée d'air, présentait encore le cinquième jour des mouvements cardiaques perceptibles, malgré une inertie générale absolue.

Les conditions asphyxiques jouent évidemment un très grand rôle dans le métabolisme des parasites internes, et chez les larves d'insectes parasites ce rôle peut être aisément observé, en particulier chez les larves de Diptères. PANTEL ⁽¹⁾, dans son beau mémoire sur les Diptères à Larves Entomobies, constate que le premier stade est toujours un stade de vie paresseuse et de croissance lente. C'est au second et au troisième stade surtout, que s'accélère le métabolisme. Or, le plus souvent, à ce stade les parasites manifestent des besoins respiratoires intenses et, dans nombre de cas, ils se mettent en rapport direct avec l'air extérieur en perforant les téguments ou les trachées de l'hôte. En étudiant le développement larvaire des tachinaires africains du genre *Roubaudia*, parasites de larves de guêpes (*Belonogaster icaria*, etc.), j'ai constaté que, très lent au début, ce développement s'accélère lorsque les orifices stigmatiques thoraciques, d'abord non fonctionnels, de la larve hôte, entrent en service : à ce moment le parasite se fixe aux trachées de l'hôte et sa torpeur disparaît pour faire place à une activité intense. KEILIN ⁽²⁾ a noté des faits de même nature dans ses recherches sur le développement larvaire des *Pollenia* parasites des vers de terre. On pourrait multiplier ces exemples. Ils tendent tous vers la même notion.

Un aspect très particulier de la question, mais qui plaide toujours en faveur de la même thèse, résulte du pouvoir antibactérien et de la protection normale contre les germes de putréfaction qui s'observe souvent chez les insectes en crise d'intoxication. Metchnikoff, en étudiant la mort naturelle du ver à soie ⁽³⁾ a insisté sur la rareté des bactéries dans l'organisme de

⁽¹⁾ *Op. cit.*

⁽²⁾ *Revue Zool. afric.*, t. IV, juillet 1914, p. 126.

⁽³⁾ *Ce Bull.*, t. XLIX, nos 1-2, 1915.

⁽⁴⁾ *Ann. I. Pasteur*, t. XXIX, oct. 1915.

ces insectes, intoxiqués par leurs urines. Chez 75 0/0 des papillons morts naturellement, les tissus et le tube digestif ne renfermaient aucun microbe. J'ai examiné nombre de papillons d'espèces diverses, diurnes ou nocturnes, frappés ou non de mort naturelle et j'ai constaté très souvent une grande résistance de leurs tissus à la décomposition microbienne. Cette résistance me paraît en rapport avec la surcharge normale de ces organismes en matériaux d'excrétion. Les injections d'aldéhyde ou d'acide formique, d'acide lactique, protègent manifestement les insectes inoculés, contre la décomposition microbienne après la mort, et j'ai insisté sur les effets protecteurs des produits formiques contenus dans le venin des hyménoptères paralyseurs, s'ajoutant à l'action neurotoxique propre de ce venin pour la bonne conservation des proies. Il ne s'agit pas là d'une action microbicide, de nature diastasique, incluse dans les humeurs car en milieu humide la décomposition s'effectue. C'est la concentration anormale du milieu intérieur qui s'oppose au développement des germes protéolytiques.

La protection normale des tissus contre les bactéries de la putréfaction, très fréquente chez les insectes après la mort, peut donc être interprétée comme le résultat d'une surcharge en matériaux d'excrétion. Or on peut constater, effectivement, chez les larves ou nymphes de Muscides en asthénie d'hiver, une remarquable protection des tissus, *post-mortem*, contre la putréfaction, surtout si ces larves sont placées en milieu sec. J'ai pratiqué des coupes histologiques dans des pupes de *Sarcophaga falculata*, mortes depuis plus de deux mois ; ces pupes ne montraient aucune trace de décomposition bactérienne des tissus, et certains éléments histologiques, en particulier les cellules grasses, étaient encore très reconnaissables, malgré la pycnose nucléaire et les altérations morphologiques secondaires. On pourrait sans doute rapporter cette conservation aseptique, au fait mis en évidence par WOLLMAN (1) que les mouches se stérilisent au moment de leur nymphose. Mais, chez des larves hivernantes de *Mydæa platyptera*, tuées à l'éther et conservées en milieu humide, même en flacon bouché et souillé de

(1) C. R. Acad. des Sciences, t. CLXXII, p. 1921, p. 298, et *Ann. I. Pasteur*, t. XXXV, 1921, p. 431.

bactéries, j'ai constaté également la conservation prolongée des tissus, sans intervention de putréfaction bactérienne. Rappelons à ce sujet que les graines en état de vie latente sont également préservées des bactéries putréfiantes.

Tous ces faits convergent vers la même thèse : les ralentissements vitaux, les diapauses chez des organismes en puissance de développement sont sous la dépendance d'une concentration anormale de produits toxiques, paralysant les échanges de croissance de ces organismes.

Les phénomènes de ralentissement métabolique apparaissent le plus souvent, dans la vie des individus comme dans celle des espèces, sous la forme de rythmes de fatigue, survenant en apparence, parfois, sous la dépendance des conditions de température extérieures, mais qu'une observation attentive montre fréquemment indépendants de ces conditions. Les végétaux des climats doux qui passent par une phase de vie sommeillante analogue à celle de l'hibernation pour les plantes des climats froids, démontrent bien que la température n'a aucun rôle dans le ralentissement périodique de leur activité. Ce sont des influences autogènes qui déterminent ces rythmes. Dans nos régions même, beaucoup de plantes vivaces voient leur végétation active se ralentir progressivement à la fin de l'été et à l'automne, en vertu d'un rythme acquis, qui n'est point directement subordonné au froid. Nous reviendrons sur ces faits un peu plus loin.

Chez les organismes monocellulaires, des successions rythmiques d'activité et d'inertie dépendant uniquement de causes internes et qui se présentent pour nous comme des manifestations cycliques de fatigue, d'intoxication par les produits résultant d'une activité métabolique intense, peuvent également être mis en évidence. On connaît les phénomènes de *dépression*, c'est-à-dire d'abaissement du pouvoir de multiplication, qui caractérisent les cultures de paramécies. WOODRUFF et ses collaborateurs, METALNIKOFF dans ses belles recherches sur l'immortalité des organismes unicellulaires ⁽¹⁾, ont bien mis en évidence l'allure rythmique, d'ailleurs irrégulière, de ces dépressions. A des périodes de multiplication active, succèdent soudain des phases

(1) *Ann. I. Pasteur*, t. XXXIII, 1919, p. 817.

où la multiplication s'arrête presque complètement pour reprendre ensuite de façon intense. La périodicité n'est point fixe ; d'autre part elle ne dépend point des saisons. Ces phénomènes nous apparaissent comme relevant de conditions toxiques, d'épuisement, ou de fatigue, liées elles-mêmes au métabolisme des infusoires, beaucoup plus qu'au développement bactérien selon les conceptions d'ENRIQUES et de BAITSSELL ⁽¹⁾. Les phénomènes d'*endomyxie* ne seraient-ils point l'expression de cet état de fatigue, aboutissant à des cinèses abortives semblables à celles qui caractérisent les ovules lors de la formation des globules polaires ?

Les phénomènes d'enkystement, dont le déterminisme est si obscur chez les protozoaires, et qui sont, d'une façon courante, conçus comme en rapport avec les mauvaises conditions du milieu, nous semblent également pouvoir être rapportés fréquemment à des actions spontanées d'intoxication ou d'épuisement cycliques. Nous voyons ces processus se présenter souvent, en effet, comme suite à une activité de multiplication intense, et l'on peut se demander si ce n'est point là même une règle constante. Chez les Infusoires parasites du tube digestif : *Opalina*, *Balantidium*, *Nyctotherus*, chez les *Collinia* (*Anoplophrya*) des Asellides, BRUMPT ⁽²⁾ a noté que l'enkystement succède à une crise de multiplication intensive, à des *épidémies de division*. Aussi interprète-t-il, avec juste raison pensons-nous, ces processus d'enkystement comme le résultat d'une dégénérescence sénile incomplète, indépendante des conditions de nutrition, voire même de la toxicité du milieu extérieur. Tel qu'il se présente en effet chez ces organismes, l'enkystement nous paraît bien dépendre de causes d'épuisement internes, d'*asthénie* consécutive à une multiplication exagérée qui aboutit à une inertie obligatoire. Il est possible même que cette période d'asthénobiose kystique ne puisse être rompue qu'à la faveur d'une période de réactivation par le froid ou par la sécheresse, ce qui expliquerait les difficultés de l'infestation expérimentale signalées par BRUMPT pour les *Anoplophrya* d'Asellides.

⁽¹⁾ Pour la Bibliographie de ces questions je renvoie à l'étude si documentée qu'ont fait récemment paraître dans ce *Bulletin* CHATTON et PÉRARD (Les *Nicollé-lidæ*, ce *Bull.*, t. LV, 20 juillet 1921).

⁽²⁾ *Arch. de Parasit.*, t. XVI, 1913.

L'enkystement, chez les amibes, pourrait bien aussi relever des mêmes causes. Chez l'amibe dysentérique humaine, dont les manifestations métaboliques, en raison de leur importance pathologique, méritent d'attirer l'attention d'une façon particulière, nous ne voyons pas se former de kystes aux dépens des amibes en période active (phase *histolytica* de MATHIS et MERCIER¹). Cette période, qui caractérise l'amibe hémophage des crises de dysenterie, correspond précisément à une phase de métabolisme intensif, où l'amibe phagocyte activement, provoquant les phénomènes hémorragiques et inflammatoires des muqueuses. C'est uniquement chez l'amibe à l'état végétatif (phase *tetragena* des deux auteurs), amibe à métabolisme atténué, qui s'observe dans les intervalles des crises, dans les infections chroniques ou latentes, que l'on constate la propriété d'enkystement. Or, il semble bien que cette forme végétative *tetragena*, forme torpide, aux actions pathogènes réduites, représente, par rapport à la précédente, une forme en état de *dépression*, épuisée par la suractivité précédente et surtout dominée par les réactions défensives de l'organisme hôte. Les générations amibiennes du type *tetragena* sont pour nous des générations asthéniques frappées d'intoxications partielles ; leur état de dépreseion aboutit à l'asthénobiose kystique, au cours de laquelle survient encore une double division nucléaire terminale, dernière manifestation, à l'intérieur du kyste, de l'activité multiplicatrice à son déclin.

Nombre de flagellés intestinaux, parasites d'insectes, produisent des kystes dans le rectum de leur hôte. Or, dans cette partie du tube digestif, ils se trouvent directement en contact avec les excreta toxiques, les produits urinaires expulsés des tubes de Malpighi. On voit donc naturellement ici l'enkystement procéder de l'intoxication exercée par le milieu. Cependant il ne semble pas que ce soit la seule toxicité du milieu qui détermine ce phénomène. Les épidémies de division, qui engendrent directement la fatigue, l'asthénie kystique, paraissent bien avant tout nécessaires. On trouve en effet, dans le même milieu rectal, des formes actives, qui résistent aux actions toxiques extérieures. Mais l'activité de multiplication de ces formes se traduit par la

(¹) MATHIS et MERCIER L'amibe de la dysenterie. *Bull. I. Pasteur*, t. XIV, 45 nov. 1916.

diminution de la taille et l'atrophie ou la dégénérescence des flagelles ; c'est toujours aux dépens de ces formes de petite taille (monadiens de CHATTON), et non des grandes formes végétatives flagellées, que se produisent les kystes. L'enkystement apparaît donc bien encore ici comme la conséquence même de l'épuisement dû à une suractivité métabolique des générations antécédentes.

Chez les trypanosomides sanguicoles qui évoluent chez les invertébrés, une forme trypanosomienne libre et mobile, analogue à celle du sang, devient, très souvent, l'équivalent physiologique du kyste. C'est la forme de transmission à l'extérieur de ces flagellés, et il est à remarquer que les véritables kystes semblent en effet manquer dans le cycle évolutif, chez l'Invertébré, des Trypanosomes du sang de vertébrés. A leur place apparaissent de petits trypanosomes semblables à ceux du sang, qui surviennent à la fin de l'évolution chez l'hôte intermédiaire (trypanosomes métacycliques de BRUMPT, que l'on peut appeler, plus simplement, trypanosomes terminaux ou *télotrypanosomes*).

Ces trypanosomes qui ne s'enkystent pas, n'en représentent pas moins des formes végétatives latentes ayant épuisé chez l'invertébré leur pouvoir multiplicateur. On les trouve, par exemple, dans l'hypopharynx des Glossines, fixés aux parois de l'organe, attendant leur inoculation au mammifère. Les trypanosomides terminaux ne paraissent pas se multiplier directement : on ne les rencontre pas en état de division. Leur inertie métabolique est donc sensiblement comparable à celle des organismes enkystés. Ce sont des individus d'attente. Or, ils procèdent d'une longue évolution préalable des flagellés dans l'intestin ou le milieu salivaire, évolution caractérisée encore par une multiplication toujours excessivement intense. Les trypanosomes de fin de cycle, aptes à la transmission, peuvent donc être considérés comme de petits individus asthéniques, condamnés à l'inertie par la suractivité des générations dont ils procèdent. Le passage de ces individus dans un milieu biologique tout différent (milieu sanguin du vertébré) devient indispensable à leur réactivation ; ils y subissent l'excitation physiologique (tonogamique) propre à la reprise du développement.

Il est à remarquer, d'autre part, que cette période de latence, ou de repos physiologique, favorise la reprise ultérieure de

leur énergie dans le milieu sanguin. Nous avons montré, en effet, que chez les glossines, seules les formes trypanosomiennes terminales sont susceptibles de s'adapter au sang du vertébré, tandis que les formes flagellées actives, en cours de multiplication intensive, ne le sont pas. Les trypanosomes à flagelle interne que nous avons fait connaître chez certains flagellés d'insectes non piqueurs et auxquels CHATTON a réservé le nom de *trypanoïdes*, apparaissent avec la même valeur d'organismes télocycliques au repos. Ce sont, pour CHATTON aussi ⁽¹⁾, des stades de repos génétique s'intercalant dans une longue série de divisions scissipares.

Les phénomènes de sporulation, si répandus chez les bactéries, les champignons, se rattachent également pour nous aux mêmes influences d'épuisement et d'intoxication résultant de suractivité métabolique. Les spores apparaissent dans les cultures déjà anciennes, après un certain temps de développement actif, plutôt semble-t-il pour des raisons internes que sous la dépendance simple de la souillure du milieu : ce n'est pas en effet une propriété générale puisque beaucoup d'espèces ne sporulent pas et que cette propriété peut disparaître dans les conditions expérimentales (Bactéridie charbonneuse).

Nombre d'auteurs, avec HERTWIG, ont défini les ovules des organismes pluricellulaires comme des éléments en état de dépression. On peut, en effet, se demander si l'asthénie ovulaire ne correspond pas, elle aussi, suivant notre thèse, à un état de fatigue dérivé d'une suractivité métabolique antécédente. L'activité intense de l'ovogénèse, survenant le plus souvent à une époque déjà tardive de l'évolution individuelle des organismes, le haut degré de différenciation qui affecte les éléments ovulaires, parlent nettement en faveur de cette conception, qui est également celle de CHILD. Les phénomènes de réduction peuvent être d'ailleurs interprétés, selon nous, comme le signe de la sénescence : l'émission des globules polaires ne dénote-t-elle pas l'épuisement des facultés kinétiques, la fin d'un processus de multiplication intensive aboutissant à des divisions abortives ? Également l'accumulation des réserves traduit le ralentissement du métabolisme actif.

La période d'inertie de l'ovule mûr, avant la fécondation,

(1) *C. R. Soc. de Biol.*, t. LXXIV, 31 mai 1913.

représente donc pour cet élément un état d'asthénobiose, en tous points comparable à celui qui affecte les organismes larvaires ou nymphaux des Muscides ; aussi ne doit-on pas être surpris de voir que les mêmes excitations expérimentales produisent dans les deux cas les mêmes phénomènes d'activation. Comment agissent, sur les ovules unicellulaires d'Echinodermes comme sur les larves pluricellulaires de Muscides, ces excitations réactivantes qui déterminent la reprise du métabolisme ? Il s'agit de phénomènes liés à l'irritabilité générale, mais sur la nature desquels il serait imprudent de hasarder des hypothèses. Mieux vaut se demander avec BATAILLON ⁽¹⁾ si ce n'est pas là tout le problème de la Biologie cellulaire. On peut dire seulement que l'ovule isolé de l'Oursin, comme l'embryon imaginal chez la larve de Lucilie, répondent aux excitations par le développement, de la même manière que le muscle réagit aux excitants électriques par la contraction.

De même que l'inertie de l'embryon imaginal, au sein de l'organisme larvaire des Insectes métaboles, nous est apparue comme la conséquence d'une *toxasthénie* déterminée par les produits dérivés du métabolisme de l'organisme dominant, de même l'état de latence ou d'indifférenciation des éléments appelés à la reproduction, dans l'organisme des végétaux pluricellulaires ou des Métazoaires, s'explique pour les mêmes causes. Eléments des gonades, bourgeons et tubercules des plantes, gemmules des éponges, bourgeons des Hydriaires et des Bryozoaires, statoblastes etc., peuvent être conçus comme des parties végétatives asthéniques, dominées par l'organisme général. Nous sommes complètement d'accord avec les conceptions de CHILD sur ce sujet.

En résumé, tous les phénomènes de vie non manifestée qui ne sont pas directement provoqués par le froid ou la sécheresse, se présentent à nous comme des processus d'asthénie ou d'intoxication superficielle, subordonnés à une suractivité métabolique concurrente. Examinons maintenant comment se présentent dans la nature les principales modalités d'inertie métabolique saisonnière et comparons ces processus aux phénomènes d'asthénobiose hivernale que nous avons fait connaître chez les Muscides.

(1) *Annales de l'Institut Pasteur*, Mémoires du Jubilé Metchnikoff, 1921, p. 106.

2. Hibernation et Athermobiose réactivante.

C'est énoncer une formule bien banale que d'assimiler l'hibernation dans la nature à un repos ou à un sommeil provoqué par le froid. Il y a là une vérité d'observation si courante que le plus souvent elle masque l'observation des phénomènes d'arrêt dans leur interprétation réelle. Si, en effet, le froid de l'hiver agit souvent de manière à ralentir les phénomènes vitaux, dans certains cas cependant les processus de latence hivernale sont, dans leur origine, indépendants des conditions de température extérieure et résultent de causes internes. Ils apparaissent alors plus ou moins comme des rythmes, coïncidant souvent avec la période hivernale mais sans lui être obligatoirement liés au point de vue causal. On peut admettre qu'au moins dans beaucoup de cas ces rythmes ont leur origine dans l'adaptation des organismes au cycle des saisons, et dans la fixation, sous une forme héréditaire, des modifications physiologiques périodiques que ce cycle entraîne.

Lorsque le cycle évolutif voit son ralentissement dépendre uniquement de l'influence actuelle du refroidissement hivernal, cette hibernation peut être *indifférente* pour l'espèce, c'est-à-dire sans caractère particulièrement nécessaire au point de vue physiologique. C'est le cas, par exemple, pour l'hibernation éventuelle des mouches domestiques et du stomoxe sous la forme adulte, phénomène utile dans certaines circonstances mais qui ne paraît pas indispensable. Mais, lorsque les phénomènes d'arrêt saisonnier se fixent en périodicité physiologique, la période d'hibernation tend à devenir obligatoire ou *spécifique*, c'est-à-dire que les organismes ne peuvent pas impunément rompre leur périodicité naturelle d'activité ou de repos. La phase d'inertie hivernale doit être respectée, pour que se ménagent les énergies de développement ultérieures.

Laissant de côté les phénomènes d'hibernation relatifs à la végétation et que l'on peut, en partie au moins, avec Giard, rattacher aux processus d'anhydrobiose provoqué par le gel, nous n'envisagerons ici que les cas où les effets du sommeil et les influences réactivantes sont sous la dépendance bien nette du refroidissement hivernal.

La léthargie qui frappe nombre de batraciens, de reptiles, voire même de mammifères (rongeurs, insectivores, plantigrades) tend à se manifester comme un rythme lié aux alternances saisonnières qui ont imprimé dans la physiologie des espèces des modifications cycliques durables. Aussi voit-on la torpeur apparaître chez les Marmottes sans le froid, et celle des Vertébrés à sang froid résister au chauffage artificiel. Ces phénomènes d'hibernation qui succèdent à une accumulation importante de matières de réserve et, par suite, à un travail physiologique intensif, se manifestent bien comme liés à un état de fatigue général et d'intoxication, dans lequel les conditions asphyxiques sont peut-être dominantes. On sait qu'en léthargie le sang de la Marmotte renferme une teneur en Co^2 plus grande qu'en activité. D'autre part l'excrétion rénale est intense et continue pendant le sommeil. La période du réveil est au contraire marquée par une reprise active du métabolisme, se traduisant fréquemment par l'exercice précoce de la reproduction. La phase d'athermobiose, dans la vie de ces organismes hibernants, se présente enfin, comme chez nos Muscides, avec le caractère d'un repos *obligatoire*, car si on soumet les hibernants à une reprise d'activité artificielle au cours de cette période, les réserves étant consommées l'organisme ne parvient pas à supporter le long délai qui le sépare de l'activité printanière.

Chez les Vertébrés supérieurs qui ne sont pas soumis à la léthargie en hiver, des modifications physiologiques ne se font pas moins sentir au cours de cette période. Chez l'homme, la saison froide est caractérisée par un ralentissement général du fonctionnement des glandes, et l'apparition du printemps ramène, comme on sait, une activité nouvelle, accompagnée d'une élimination marquée de substances d'excrétion. Les conditions de température paraissent ici manifester directement leur influence, d'une façon d'ailleurs obscure, sur la physiologie de l'organisme.

Ces influences de la saison sur la physiologie générale de l'être humain, peuvent avoir un retentissement intéressant sur les protozoaires parasites du sang comme les Hématozoaires du Paludisme. Marchoux ⁽¹⁾ a insisté naguère sur la guérison spon-

(1) *Bull. Soc. Path. exot.*, t. IX, n° 1, 9 janv. 1918, p. 1-3

tanée du paludisme à *Pl. præcox*, l'agent de la fièvre tropicale, sous le climat français en hiver ; il interprète ce phénomène comme la conséquence de réactions humorales. Lenz ⁽¹⁾, Schædel ⁽²⁾ ont, d'autre part, fait ressortir que les maxima des rechutes malariennes, dans nos pays, s'observent pendant le printemps et l'été, tandis qu'en hiver les fièvres rétrocedent. Il y aurait là, selon ces auteurs, un fait d'adaptation du *Plasmodium*, dans l'organisme humain, à la période de vie active des Anophèles.

Ces constatations sont exactes et j'ai pu les vérifier sur moi-même. Pendant l'hiver le Pl. de la tierce bénigne demeure en général, dans l'année qui suit l'infection, en période de latence ; il reprend son activité schizogonique dès le printemps, ramenant les accès palustres. Il est difficile de dire si c'est là un rythme spontané d'évolution de la part du parasite, ou un résultat des réactions humorales déterminées chez l'hôte par les saisons. Les deux causes interviennent simultanément sans doute. Il est probable qu'il s'agit d'un rythme naturel, ou mieux d'un *cycle* dans la succession des périodes d'activité et d'inertie chez le protozoaire, orienté dans le sens indiqué par les actions humorales saisonnières. Quoi qu'il en soit, les saisons exercent directement ou non sur le métabolisme des *Plasmodium* dans le sang humain une influence apparente indéniable.

Les phénomènes de succession cyclique saisonnière, si discutés depuis LAVERAN, qui caractérisent les deux formes parasitaires de la tierce le *Pl. vivax* et le *Pl. præcox*, peuvent, selon nous, recevoir également une interprétation simple et logique qui découle de tout ce que nous avons dit dans cette étude. On peut, en effet, les concevoir comme la conséquence des réactions de concurrence existant, dans le même organisme, entre deux parasites caractérisés tous deux par des périodes d'asthénobiose cyclique obligatoire. Le *Pl. præcox*, dont l'individualité spécifique ne nous paraît pas à démontrer si l'on considère tous les caractères qui le différencient, à la fois chez l'homme et chez l'hôte intermédiaire, manifeste son activité schizogonique surtout en été et en automne. Au contraire, le *Pl. vivax*, apparu dès le printemps, le premier en activité, suspend ses manifes-

(1) *Munch. med. Wochenschr.*, t. LXIV, n° 12 20 mars 1917.

(2) *Biol. Centralbl.*, t. XXXVIII, n° 4, av. 1918.

tations schizogoniques précisément pendant l'été et l'automne, pour les reprendre à la fin de l'automne et au début de l'hiver. Il y a là simple alternance de deux périodicités. Ceci tient pour nous à ce que le *Pl. praeox*, lorsqu'il est associé à l'autre parasite, domine ce dernier pendant toute la période estivo-automnale de grand métabolisme. Les générations automnales du *praeox* entrent alors en période d'asthénobiose, conséquence directe de l'épuisement qui suit cette activité intense. A ce moment le deuxième parasite (*vivax*), plus précoce mais dominé jusqu'alors par son associé plus actif, retrouve son métabolisme normal caractérisé par une schizogénèse intensive. Cette activité cesse bientôt après, au cours de l'hiver, la phase subséquente d'asthénobiose ou d'inertie devenant alors obligatoire pour lui comme pour le précédent. Ces manifestations successives et cycliques d'activité et de repos chez les parasites du paludisme concordent nettement avec ce que nous avons dit, plus haut, des périodes asthéniques cycliques chez les protozoaires.

C'est dans le domaine des Insectes surtout, que les rythmes d'inactivité autogènes, indépendants du froid comme déterminant immédiat, quoique affectant l'allure apparente d'un sommeil hivernal, peuvent être le plus facilement mis en évidence. Ces périodes d'arrêt sont couramment désignées sous le terme général et vague de diapauses, qui n'établit point de distinction entre les processus spontanés d'inhibition et ceux qui dérivent directement de l'engourdissement provoqué par le froid. Les deux ordres de faits sont cependant essentiellement différents, puisque les premiers relèvent de causes internes. Il est nécessaire de les distinguer, en substituant, dans ce dernier cas, au terme de diapause celui d'*asthénobiose*, qui nous paraît mieux correspondre à la nature physiologique des phénomènes. Les processus d'*asthénobiose* soumis à une période réactivante d'*athermobiose*, tels que nous les avons décrits chez les Muscides, nous semblent en effet devoir se retrouver d'une façon extrêmement générale chez les insectes, ainsi qu'on peut le pressentir d'après les exemples que nous allons rapporter, et dont nous nous sommes efforcé de dégager les données les plus caractéristiques en faveur de la thèse qui nous occupe.

Chez les espèces n'ayant qu'un cycle annuel, le sommeil rythmique spontané peut apparaître au stade de larve, de nymphe, voire même à l'état d'œuf.

Le Papillon, *Porthesia similis* hiverne sous la forme de chenille, dans un cocon. A. PICTET ⁽¹⁾ a constaté que par un échauffement brusque on pouvait faire cesser cette hibernation larvaire, et provoquer la reprise de l'évolution. Il a obtenu le même résultat en ouvrant les cocons d'hibernation et en extrayant les chenilles. Nous sommes donc ici en présence de phénomènes d'arrêt spontané du métabolisme, justiciables de l'intervention des excitants brusques au même titre que l'asthénobiose larvaire de *Lucilia sericata*.

Ce qui prouve bien, d'autre part, que le sommeil larvaire du papillon est lié à des causes internes de même nature que celles dont nous avons fait l'étude, c'est que le raccourcissement de l'hibernation obtenu par excitation artificielle prolonge d'autant la période nymphale, d'après les observations de PICTET. Il est clair que la période d'épuration obligatoire manifeste ici son influence en rendant nécessaire un délai supplémentaire de la nymphose.

Nombre de Lépidoptères passant l'hiver à l'état de nymphes, comme les Saturnides, les Sphingides, les Bombyciens, n'éclosent qu'au début de l'été, longtemps après que les influences calorifiques printanières, susceptibles de déterminer l'éclosion se sont fait sentir. Le *Bombyx lanestris* hiverne sous la forme nymphale dès le mois d'août, ayant encore trois mois de température suffisante pour permettre une éclosion qui n'apparaît cependant qu'en avril de l'année suivante. Un grand nombre d'Insectes : Coléoptères vésicants, Hyménoptères, Tenthrédiens, Bembéciens, Mellifères, etc., font de même. TOWER dans ses belles observations sur les Chrysomélides du G. *Leptinotarsa* a constaté que ces insectes hivernent ou estivent quelles que soient les conditions, d'une façon en quelque sorte irrésistible.

Burgeff ⁽²⁾, chez les Zygènes, a noté que les larves peuvent passer tantôt un, tantôt deux hivers en repos physiologique et que l'éclosion est plus précoce chez les larves de cette deuxième catégorie. Cette double condition d'évolution est tout à fait com-

(1) Bull. Soc. Lepid., Genève, t. II, 1921.

(2) Zeits. wiss. Insekt. Biol. t. VI, 1910,

parable à celle que PANTEL observe chez les Tachinaires. Nul doute qu'une étude attentive de tous ces phénomènes ne montre leur identité avec les phénomènes d'asthénobiose des Muscides.

La diapause embryonnaire des Vers à soie, qui a fait l'objet d'études expérimentales précises, rentre absolument dans le cadre des phénomènes d'asthénie liés à une intoxication précoce, que nous avons étudiés chez les larves et Nymphes de Muscides. Ces phénomènes n'ont été bien étudiés que chez les œufs des races univoltines. Il est vraisemblable qu'ils ont leur correspondant également à un stade quelconque de la vie des polyvoltines, l'asthénobiose se manifestant alors comme un phénomène d'intoxication héréditaire cyclique, affectant une génération donnée. Quoiqu'il en soit, chez l'embryon des races univoltines, c'est-à-dire à une seule génération annuelle, on observe une intéressante particularité dont l'interprétation est jusqu'ici demeurée tout à fait obscure, bien que le phénomène en lui-même ait donné lieu à de multiples recherches expérimentales. Dans ces races univoltines, la ponte survient en juillet et le développement embryonnaire commence immédiatement après le dépôt de l'œuf. Mais, après la formation des membranes embryonnaires et d'une bandelette germinative à 16 métamères, qui survient trois ou quatre jours après la ponte, le développement embryonnaire s'arrête complètement jusqu'au printemps suivant, où il se poursuit alors sans arrêt ainsi que toute la suite de l'évolution de l'Insecte. De nombreux expérimentateurs ⁽¹⁾ ont montré qu'en soumettant ces œufs inhibés dans leur développement à l'action d'agents divers, mécaniques, physiques ou chimiques (brossage, malaxage, action des acides concentrés, chauffage brusque, étincelles électriques, etc.) on pouvait les voir reprendre leur évolution. DUCLAUX, en particulier, a établi que la chaleur continue de l'étuve est impuissante à réaliser l'éclosion, tandis qu'au contraire le froid de l'hiver est indispensable à la reprise du développement. Des œufs de vers à soie maintenus, à partir de la ponte, à une température de 20° C. n'éclosent pas, tandis que des œufs fraîchement pondus, placés pendant 45 jours à la glacière, puis portés dans une chambre

(1) On trouvera dans le *Traité* d'HENNEGUY une bibliographie détaillée de la question, sur laquelle je ne puis insister.

modérément chauffée, au lieu de demeurer en repos tout l'hiver éclosent rapidement.

On saisit immédiatement, d'après ces résultats expérimentaux, l'identité qui existe entre les phénomènes d'arrêt évolutif embryonnaire des Vers à soie et ceux que nous avons étudiés chez les Muscides. La seule différence porte sur l'époque des manifestations de la diapause. Très précoce chez le Ver à soie, elle se produit à l'intérieur de la coque ovulaire, affectant *le développement embryonnaire larvaire* ; chez nos Muscides, au contraire, nous la voyons apparaître beaucoup plus tardivement ; elle affecte ici, non plus l'embryon larvaire, mais l'*embryon imaginal*, à la fin de la vie larvaire. La réaction de l'œuf embryonné du Ver aux excitants brusques que l'on fait agir sur lui, est tout à fait superposable à celle que nous avons décelée chez nos larves de *Lucilia sericata*. Quant à l'influence réactivante du froid, de l'*athermobiose*, identique dans les deux catégories d'insectes, elle signe indiscutablement la nature physiologique semblable de ces différents processus inhibiteurs. Les phénomènes étudiés chez les Muscides éclairent par conséquent le mystère profond qui entourait jusqu'ici les faits observés dans le cas isolé du Ver à soie. Les uns et les autres doivent être rapportés à des processus d'*asthénobiose* liés à l'intoxication excétrice, la période d'*athermobiose* se manifestant, dans les deux cas, comme une période d'épuration réactivante obligatoire, de *cure d'élimination*.

Le rôle joué par l'hérédité toxique dans les phénomènes observés chez l'embryon du Ver à soie, avant toute éclosion, est évident. La compréhension de ces phénomènes est grandement éclairée, au point de vue physiologique, si l'on en rapproche certaines observations faites par METCHNIKOFF chez les papillons adultes, qui renforcent singulièrement les déductions physiologiques précédentes, en montrant que l'organisme des parents est effectivement surintoxiqué par les produits urinaires.

L'une des dernières études du grand biologiste fut en effet consacrée à la Mort Naturelle des Papillons du Mûrier ⁽¹⁾. Il y démontrait que ces papillons, incapables de se nourrir, ne vivent qu'une quinzaine de jours en moyenne et meurent

(1) *Ann. I. Pasteur*, t. XXIX, art. 1915.

atteints de paralysie progressive, le plus souvent sans présenter aucun indice d'infections microbiennes.

Après une étude minutieuse des causes de la mort naturelle de ces insectes, l'auteur arrive à la conclusion qu'il s'agit d'une *intoxication urinaire*, produite par la rétention spontanée de l'urine, laquelle n'est plus évacuée quelques jours après l'éclosion. METCHNIKOFF remarque que le liquide urinaire des papillons subit une concentration de plus en plus marquée vers la fin de la vie de l'insecte, et il l'attribue à la résorption d'une partie du liquide toxique qui amènerait l'empoisonnement.

Cette interprétation peut prêter à discussion, mais le phénomène important à retenir pour nous, celui de l'intoxication générale de l'insecte par ses matériaux d'excrétion, ne paraît guère douteux d'après l'ensemble des faits mis en évidence par METCHNIKOFF. Il s'agit bien d'insectes intoxiqués d'une façon profonde par défaut d'élimination urinaire, et cette intoxication profonde doit se transmettre nécessairement à la descendance des papillons. L'œuf, au moins dans les races univoltines, se présente déjà, dès sa genèse, comme frappé d'intoxication héréditaire par les substances d'excrétion qui provoquent la mort naturelle des parents. Il est donc peu propre, dès l'origine, à un développement rapide : aussi voit-on bientôt l'évolution embryonnaire s'arrêter après la ponte, dans les générations univoltines. Nous retrouvons donc ici, avec quelques variantes d'ordre secondaire, exactement les mêmes phénomènes qui caractérisent l'évolution des Muscides hétérodynames, dans la génération héréditairement intoxiquée qui procède d'une ou plusieurs générations suractives, physiologiquement épurées.

Les raisons de l'intoxication progressivement mortelle des papillons de Vers à soie sont attribuées par METCHNIKOFF à la fonte du corps gras et aux modifications d'ordre autophagique qui se font sentir dans le milieu sanguin. Ce dernier liquide, très abondant chez la chenille, est consommé partiellement au cours de la nymphose et le papillon adulte n'en renferme qu'une petite quantité.

Comme les papillons ne prennent aucune nourriture, aucun liquide, il est permis de penser qu'ils doivent subir au cours de leur vie, malgré sa brièveté, une déperdition en eau impor-

tante. Cette déshydratation progressive doit amener une élimination plus difficile des produits urinaires et elle est certainement la cause première de l'anurie et de la concentration de plus en plus grande du liquide urinaire, constatée par METCHNIKOFF. L'anhydrobiose doit donc *ipso facto* aboutir à un accroissement progressif de la toxicité du milieu sanguin, et c'est là, selon nous, ce qui détermine chez le papillon l'apparition précoce des phénomènes d'intoxication dont l'aboutissement réalise ce que l'auteur appelle la mort naturelle.

Chez certains insectes, les diapauses ou arrêts de développement rythmique spontanés peuvent s'étendre à une ou plusieurs années. Ainsi, *Lyda stellata* qui normalement évolue en nymphe en trois semaines, au mois de mai, peut présenter un cycle bisannuel et demeurer alors tout une année sous la forme nymphale. Les Coléoptères vésicants *Epicauta vittata*, d'après RILEY, *Mylabris Schreibersi* d'après KÜNCKEL, restent plusieurs années à l'état de pseudo-chrysalides. De même encore certains papillons, comme le Sphinx du troène, certains Mellifères comme l'*Anthidium sticticum* étudié par FERTON. L'indépendance de ces phénomènes de ralentissement évolutif, à l'égard des rythmes saisonniers et du froid d'un seul hiver, est ici manifeste ; ils ne paraissent pas non plus pouvoir être rapportés à des actions d'anhydrobiose. Il faut, selon nous, les envisager comme la conséquence de rythmes d'asthénie nécessitant une période prolongée de désintoxication, de rajeunissement obligatoire, réalisée à la faveur de phases successives d'athermobiose, à cheval sur plusieurs hivers.

Dans les exemples que nous avons jusqu'ici passés en revue, chez les Insectes, la phase d'asthénie rythmique survient au cours de la vie de tous les individus, dans toutes les générations. Le rajeunissement périodique est individuel. Mais il existe également des cas dans lesquels la nécessité de la période de rajeunissement hivernal ne se manifeste qu'à un moment donné dans le cycle des générations successives. Les phénomènes rentrent alors exactement dans le cadre que nous avons tracé pour nos formes hétérodynames de Muscides.

Des recherches récentes, auxquelles je consacrerai un Mémoire ultérieur, m'ont amené à reconnaître que l'hiberna-

tion des Culicides femelles (*C. pipiens*, *Anopheles maculipennis*) doit être considérée comme un phénomène d'asthénobiose cyclique déterminant l'arrêt de l'activité reproductrice. Les générations d'arrière-saison subissent les effets d'une intoxication héréditaire, qui se traduit par le développement de la graisse et l'inhibition des gonades. La période d'athermobiose hivernale réalise la *cure excrétrice* qui permet la réactivation des ovaires, comme elle permet chez les larves asthéniques de Muscides, celle de l'embryon imaginal.

Nombre de formes d'invertébrés doués de reproduction parthénogénétique intensive (parthénogénèse cyclique) pendant la saison chaude, voient apparaître, comme indice d'épuisement ou de ralentissement métabolique à l'approche de l'hiver, la reproduction *sexuée*. C'est pendant la phase d'œuf d'hiver, que se manifeste la période d'athermobiose, dont la nécessité dans le rajeunissement obligatoire est démontrée par la constance avec laquelle elle se manifeste, sous une forme semblable, dans des groupes très différents, précédant une suractivité métabolique *explosive*, manifestée par l'agamogénèse. Je rappellerai à ce sujet le cas des Pucerons, des Rotifères, des Cladocères.

Pour les premiers, au moins, sur lesquels on possède des données précises, l'épuisement, manifesté par le ralentissement de l'activité métabolique et l'apparition de la reproduction sexuée, n'est pas lié à l'influence du froid, mais, d'après les expériences de KYBER et de BALBIANI et celles plus récentes de L. GREGORY, à celle de l'alimentation. L'interruption de la parthénogénèse commence avec les modifications de la sève à l'approche de l'hiver et l'on peut se demander si ce ne sont point des modifications de nature toxique, de cette dernière, qui agissent effectivement sur les insectes en question, comme origine de la sénescence productrice de sexualité. Si les végétaux, à la fin de la saison chaude, doivent la suspension spontanée de leur activité à un rythme de fatigue, les effets de celui-ci doivent se traduire sur la qualité de la sève et par suite sur les insectes qui s'en nourrissent. Quoi qu'il en soit, le Cycle parthénogénétique ou cycle de métabolisme actif des pucerons, suspendu à l'approche de l'hiver, ne reprend qu'après une période d'athermobiose subie par l'œuf et vraisemblablement obligatoire.

Chez les Cynipides gallicoles à parthénogénèse cyclique, on retrouve des phénomènes qui cadrent entièrement avec les précédents. Les recherches d'ADLER sur les Cynips du chêne ont établi que les formes parthénogénétiques procèdent de galles d'hiver, et les sexuées de galles d'été. Comme dans le cas des pucerons, les générations douées d'un métabolisme intense se traduisant par la reproduction agame sont donc bien celles qui surviennent après la période d'athermobiose réactivante, et leur éclosion est parfois très précoce.

La durée de développement de ces générations suractives peut d'ailleurs être très longue. Pour la forme dénommée *Biorhiza renum*, par exemple, le développement de la génération parthénogénétique qui procède à l'automne de la génération sexuée, exige plusieurs années (3 ans). Il s'agit donc bien là de générations asthéniques au début de leur évolution, et qui doivent à de longues périodes d'athermobiose nécessitant plusieurs hivers leur réactivation ultérieure. Ces effets réactifs s'expriment par une reprise intense du métabolisme permettant la parthénogénèse.

Chez d'autres Cynipides, comme le *Cynips calicis* étudié par BEJERINCK, forme à deux générations alternantes non parthénogénétiques, la génération d'hiver est encore une génération à développement ralenti, qui passe souvent deux saisons froides. La réactivation du métabolisme, après l'hiver, se traduit non par la parthénogénèse, mais par une fécondité plus grande : les femelles de cette génération pondent en effet de 700 à 800 œufs, tandis que celles de la génération d'été n'en produisent qu'une trentaine.

C'est à une même catégorie de phénomènes de suractivité métabolique, succédant à une période d'athermobiose, qu'il convient, pensons-nous, de rapporter également le déterminisme de la polyembryonie chez certains hyménoptères. Les belles recherches de MARCHAL sur l'*Encyrtus fuscicollis* montrent que l'œuf de ce Chalcidien, pondu en juillet-août dans l'œuf de l'Hyponomeute, commence à se développer avant l'hiver pour subir bientôt une période d'arrêt hivernal. Mais, au mois d'avril, le développement reprend, manifestant une exaltation si intense qu'elle se traduit par une explosion brusque d'agamogénèse, suivant le processus si particulier de la

fragmentation polyembryonique. Les relations existant entre la période de repos obligatoire ou d'athermobiose et cette soudaine expansion multiplicatrice ne sauraient être mises en doute. On peut se demander seulement si les effets réactivants de la diapause ne sont pas accrus ici ou même directement provoqués par les modifications moléculaires du milieu-hôte, lequel subit les effets réactivants post-hivernaux. Il est vraisemblable que les chenilles hivernantes de l'*Hyponomeute* doivent subir, au cours de leur période d'athermobiose, des modifications osmotiques marquées du milieu intérieur, en rapport avec l'épuration excrétrice d'hiver, et susceptibles de retentir directement sur la blastogénèse du parasite.

La reprise d'une activité si intense qu'elle se manifeste par un développement ontogénique multiple, après la période d'athermobiose obligatoire, peut permettre d'expliquer la genèse de la polyembryonie chez l'*Encyrtus*. Mais pour d'autres espèces, non hivernantes, comme le *Polygnotus*, cette interprétation ne saurait intervenir. Il faut alors penser que l'évolution de ce dernier, trouve dans les excitations mécaniques subies par l'œuf, le remplacement des influences réactivantes hivernales.

On pourrait multiplier à l'infini les exemples que nous venons de donner. Des observations attentives démontreront sans aucun doute la très grande généralité, dans la série animale, de ces processus d'inhibition spontanée de l'activité biologique, coïncidant plus ou moins, en apparence, avec la saison froide, sans être provoquée par elle. Les faits que nous avons rapportés suffisent à faire entrevoir la fréquence des phénomènes que nous caractérisons comme des phénomènes d'asthénie rythmique, ou cyclique ⁽¹⁾. Ils nous montrent également avec quelle constance la période de froid intervient comme facteur réactivant obligatoire des énergies biologiques suspendues. L'intervention d'une phase d'athermobiose, utilisée comme agent spécifique de rajeunissement, se trouve fixée fréquemment d'une manière nécessaire dans le cycle des individus ou des espèces. Les faits constatés chez les Muscides se laissent ainsi entrevoir comme des phénomènes, dans leur essence, d'une très grande généralité.

(1) Le rythme étant conçu comme une périodicité individuelle, le cycle comme une périodicité dans les générations.

Estivation et anhydrobiose réactivante.

Un autre grand facteur naturel inhibiteur des activités métaboliques est la déshydratation. Comme la suppression de la chaleur, la suppression de l'eau aboutit à un ralentissement fréquent des phénomènes vitaux, sur la nature physiologique duquel nous avons déjà insisté. L'anhydrobiose permet d'expliquer *a priori* les arrêts d'estivation, comme l'athermobiose ceux de l'hibernation. Mais il faut encore ici distinguer entre les effets apparents et les effets réels. Comme pour les phénomènes d'inhibition en rapport avec les périodes d'athermobiose, la question se pose, en effet, de savoir si les phénomènes de ralentissement métabolique liés en apparence à l'anhydrobiose ne relèvent pas, avant tout, de rythmes inhibiteurs spécifiques, auxquels le dessèchement donne une simple garantie de manifestations, sans les provoquer directement. Dans nombre de cas il en paraît bien être ainsi.

De même que l'action du froid peut provoquer des arrêts biologiques, en quelque sorte fortuits, sans nécessité réelle pour l'espèce, de même le dessèchement accidentel peut suspendre l'activité de certains organismes, temporairement et sans que cette inhibition provoquée présenter de caractère obligatoire. C'est ainsi que GIARD⁽¹⁾ provoque à volonté chez les larves de Syrphides, ou de *Sciara medullaris* le ralentissement des phénomènes vitaux, en les soumettant au dessèchement. MARCHAL⁽²⁾ fait de même avec les larves de Cécidomyies, accélérant ou retardant l'évolution de l'espèce en faisant varier les conditions d'humidité.

Mais, dans nombre de cas aussi, on peut constater que la réponse de l'organisme aux influences déshydratantes s'est fixée dans le cycle biologique d'une manière obligatoire, sous forme d'arrêts *spontanés* de l'évolution qui peuvent être complètement indépendants, dans leurs causes, de la sécheresse extérieure. Si, par exemple, l'arrêt hivernal de la végétation sous nos climats peut être rattaché, avec GIARD, aux phénomènes

(¹) *C. R. Acad. des Sciences*, 26 mai 1902.

(²) *Ann. Soc. Entom. France*, LXVI, p. 1-105 et LXXV, p. 5-27.

d'anhydrobiose, le gel étant physiologiquement synonyme de déshydratation, il est incontestable, d'autre part, que le ralentissement de l'activité végétale précède de beaucoup l'apparition du froid ou de la sécheresse hivernale. On sait d'ailleurs que des plantes adaptées à un rythme saisonnier donné conservent pendant plus ou moins longtemps leur périodicité, lorsqu'on les place dans des conditions de climat différentes. Ces phénomènes de repos spontané autogène des plantes, en hiver, se ramènent également pour nous à des phénomènes d'asthénie, liés à l'encombrement de l'organisme par les matériaux de désassimilation. Cette période d'inertie rythmique apparaît comme obligatoire.

Dans les graines, l'embryon subit un arrêt de développement qui est tout à fait comparable à celui que nous observons, par exemple, dans l'œuf du ver à soie ou dans les pupes asthéniques de nos Muscides. Cet arrêt embryonnaire, dans la graine, n'est nullement lié à la déshydratation du sol; il dépend de causes internes. Il en est de même pour l'arrêt évolutif des tubercules ou des bulbes.

De même que les arrêts évolutifs nécessitant une phase réactivante d'athermobiose sont devenus obligatoires pour certains organismes, de même les arrêts observés chez d'autres paraissent très souvent liés, d'une manière nécessaire, à une phase plus ou moins prolongée de dessèchement ou d'anhydrobiose. Dans ce cas, bien que l'inhibition apparente ne soit pas provoquée par la déshydratation, celle-ci devient indispensable pour en garantir l'efficacité d'action physiologique. Nombre de graines, par exemple, ne sont pas douées de pouvoir germinatif au moment de leur formation. Elles ne germent qu'après un temps de repos à sec plus ou moins prolongé. On trouve chez les animaux des exemples tout à fait analogues de déshydratation obligatoire. C'est le cas notamment pour certains Crustacés Branchiopodes (Branchipes, Apus) dont l'œuf ne peut se développer que s'il a subi les effets d'un séjour prolongé à l'état sec (SIELBOLD, BRAUER). D'après HOWARD ⁽¹⁾ les œufs du Moustique de la fièvre jaune, *Stegomyia*, (Aedes) *fasciata* se développent mieux lorsqu'ils ont été desséchés pendant quelque temps. Les

(1) The Yellow-fever Mosquito U. S. Dept. Agric. Farmer's Bull. 547, Washington, 1913.

expériences de BACOT ⁽¹⁾ démontrent le même fait. Il est vraisemblable que les nombreuses espèces d'Aédines dont les œufs subissent une période prolongée de séjour à l'état sec, d'après les observations de HOWARD, DYAR et KNAB en Amérique, celles de ECKSTEIN et BRESSLAU en Alsace, sont liées obligatoirement aux influences de dessèchement des œufs. Sans doute les curieux phénomènes d'anhydrobiose qui caractérisent le cycle de ces singuliers Coccides simulant des perles que sont les *Margarodes* sont-ils également obligatoires.

Les exemples d'arrêt métabolique spontané nécessitant la garantie d'une période d'anhydrobiose sont vraisemblablement très nombreux dans la nature. De même que l'athermobiose peut être caractérisée comme un facteur *réactivant spécifique* pour certains organismes, de même l'anhydrobiose, dans les cas que nous soulignons, doit être également envisagée comme un facteur réactivant spécifique. Les deux influences, celle du froid et celle de la sécheresse, se confondent exactement dans le mécanisme de leur intervention, qui est identique. Ce sont en effet l'une et l'autre des processus inhibiteurs de l'activité métabolique. A ce titre, même lorsqu'ils ne déterminent pas directement les arrêts évolutifs, ils sont aptes à *imposer* aux organismes asthéniques, dont le métabolisme s'est déjà ralenti de lui-même, la phase de repos absolu qui est indispensable à la reprise ultérieure d'une activité accrue. L'absence de chaleur (athermobiose) comme l'absence d'eau (anhydrobiose), proscrivant nécessairement toute reprise d'activité prématurée, condamnent obligatoirement l'organisme à une inertie prolongée, au cours de laquelle il va pouvoir se *réactiver* pour reprendre ultérieurement une énergie nouvelle de développement. Aussi les effets physiologiques de cette réactivation apparaissent-ils aussi semblables que le mécanisme physiologique qui les garantit.

Nous voyons, par exemple, chez les Apus et les Branchipes, la suractivité métabolique qui succède au dessèchement se traduire par les mêmes phénomènes de parthénogénèse cyclique que l'on observe chez les pucerons ou les Daphnies, après la période d'athermobiose. Cette identité frappante dans les résul-

(1) Rept. Yellow-fever Commission, mars 1916.

tats plaide manifestement en faveur de la similitude des effets physiologiques qui les provoquent. Nous allons en donner un exemple topique emprunté encore à nos larves de Muscides.

*Remplacement des effets réactivants de l'athermobiose, par ceux de l'anhydrobiose. Exemples tirés de *Mydæa platyptera*.* — L'étude attentive de l'Anthomyide à larves hivernantes, *Mydæa platyptera*, auquel nous avons fait si fréquemment appel, dans le cours de cette étude, nous permet encore d'apporter en faveur de cette thèse une documentation nouvelle.

Nous avons montré précédemment que les larves asthéniques de ce Muscide peuvent, dans certains cas, sans subir l'action du froid, se réactiver spontanément et donner naissance à une génération active, au même titre que celles qui ont subi la période réactivante normale d'athermobiose (V. page 482 et Obs. 6 D, p. 458). Or j'ai pu constater que cette réactivation sans le froid des larves hivernantes, nécessitait l'intervention d'une période de sécheresse normalement contraire aux conditions biologiques des larves. C'est lorsque le milieu toujours humide où vivaient ces larves, maintenues à température d'été, fut devenu en partie desséché, à la suite d'une évaporation intense, que les larves en asthénobiose ont pu manifester la reprise de leur évolution. Les larves maintenues en milieu toujours humide, *ne se sont pas transformées*. Celles qui ont été soumises au dessèchement partiel, ont donné, en l'absence du froid, une proportion notable de mouches adultes.

L'expérience ci-après, qui a porté sur des larves asthéniques n'ayant subi qu'une période d'athermobiose insuffisamment prolongée pour permettre la réactivation, montre nettement que l'anhydrobiose a pu substituer efficacement ses effets à ceux du froid pour permettre le développement suspendu des larves.

Exp. A. — Un lot de larves de *Mydæa* de génération hivernante a été soumis à la glacière (+ 5° C.) pendant 20 jours, puis, à partir du 19 juin, placé à la température du laboratoire, le milieu restant *constamment très humide*. *Résultat* : le 15 octobre une seule pupa viable s'est formée ; les autres larves sont encore vivantes mais incapables de se transformer. Une seule mouche adulte a été obtenue.

Exp. B. — Un lot de larves de *Mydæa* de génération hivernante a été soumis à la glacière (+ 5° C.) pendant 10 jours, puis, à partir du 3 juillet placé à la température du laboratoire. Le milieu se *dessèche progressivement de façon complète*. Au début d'octobre on trouve *plus de 80 0/0* des larves transformées en pupes ou en mouches adultes. Un petit nombre de

larves seulement n'ont pas été aptes à poursuivre leur évolution et sont mortes des suites du dessèchement.

L'anhydrobiose peut donc exercer sur ce Muscide, dont les larves sont particulièrement hygrophiles et recherchent les parties les plus humides du substratum, des effets réactivants analogues à ceux du froid, moins parfaits puisqu'un grand nombre de pupes ne peuvent parvenir à se développer, mais suffisants cependant pour permettre l'éclosion de quelques mouches adultes. L'*estivation* peut être substituée partiellement, dans le cycle de cette espèce, à l'hibernation.

Si l'on cherche à comprendre le mécanisme d'action de l'anhydrobiose dans les expériences précédentes, on arrive à la conception suivante :

Le dessèchement n'est évidemment pour rien dans la suspension de l'évolution de la mouche qui est un phénomène d'asthénie spontané. Mais l'anhydrobiose, qui est une condition contraire à la biologie normale de l'organisme larvaire hygrophile, agit sur lui en gênant ses échanges métaboliques normaux, diminuant par suite la consommation spontanée des réserves et la production des urates. L'organisme en souffrance vit d'une vie moins active, et la production continue des éléments de désassimilation se trouve de cette manière atténuée. La tâche des organes d'excrétion, dans un milieu déjà surchargé, se trouve ainsi facilitée, et l'épuration réactivante, au bout d'un certain temps rendue possible. Physiologiquement donc, en enrayant plus ou moins la formation des urates, l'anhydrobiose parvient exactement au même résultat que l'athermobiose. L'un et l'autre processus étant des processus d'arrêt de l'activité métabolique, leurs conséquences physiologiques peuvent ainsi plus ou moins se compenser, et, suivant les circonstances, le froid peut substituer ses effets réactivants à ceux de la sécheresse, ou réciproquement.

Ainsi, l'athermobiose et l'anhydrobiose se présentent à nous comme deux moyens parallèles, mis au service des organismes pour assurer, par le repos métabolique obligatoire, le rajeunissement des individus ou des espèces. Lorsque ces facteurs deviennent ainsi obligatoires, non seulement ce n'est plus le froid, ni la sécheresse qui provoquent les arrêts apparents

du développement, mais ce sont eux au contraire qui deviennent les agents indispensables du réveil ultérieur. Il faut en effet distinguer entre les effets *immédiats* et les effets *lointains* de ces facteurs sur les organismes.

L'effet immédiat est celui d'une entrave à l'activité métabolique. Chez les organismes déjà spontanément *valentis* cet effet ne se manifeste pas de façon apparente ; il n'en subsiste pas moins et c'est cette entrave immédiate, appuyant l'inhibition spontanée, qui garantit les effets lointains d'une réactivation ultérieure. Celle-ci, de même nature pour les deux facteurs, est liée à l'épuration physiologique.

Le départ entre les influences réactivantes d'anhydrobiose ou d'athermobiose n'est d'ailleurs pas toujours facile à établir. Aussi nombre de phénomènes d'arrêt métabolique survenant en dehors de l'hiver sont-ils fréquemment rapportés à des phénomènes d'anhydrobiose, alors qu'ils pourraient être tout aussi bien conçus, sans doute, comme subordonnés à des rythmes nécessitant l'influence réactivante du froid.

L'*hypnodie*, qui affecte souvent, pendant l'été et l'hiver, le développement de certains Coléoptères vésicants doués d'un cycle pluriannuel, est rapportée d'ordinaire à l'anhydrobiose. Mais on pourrait, avec autant de raison semble-t-il, envisager ce phénomène d'inertie de plusieurs années comme résultant de l'insuffisance d'une seule période d'athermobiose hivernale pour réactiver l'évolution. Les observations récentes de MARCHAL ⁽¹⁾ sur la double hypnodie des *Margarodes* montrent que, pour certaines espèces au moins, l'une des phases d'hypnodie peut se confondre avec l'hibernation. GIARD ⁽²⁾ cite comme exemple des effets de l'anhydrobiose un retard de près d'une année observé dans l'évolution d'un Hyménoptère Chalcidien, *Lygellus epilachnæ*. Un tube renfermant des nymphes de Coccinelles parasitées par cet hyménoptère resta tout l'hiver dans une chambre chauffée. En juillet, l'examen du contenu de ce tube montra des larves et des nymphes encore vivantes du Chalcidien, qui n'avaient pas repris leur évolution.

Cette observation, rapportée par GIARD aux effets retardants de l'anhydrobiose, me paraît au contraire devoir être inter-

⁽¹⁾ C. Rendus Acad. des Sciences, 24 avril 1922.

⁽²⁾ C. R. Soc. Biol., 25 juillet 1896.

prêtée uniquement dans le sens de la suppression des effets réactivants de l'athermobiose. Elle est tout à fait comparable aux observations que j'ai faites en 1917 sur l'hibernation du Chalcidien *Nasonia brevicornis*. Dans ces observations, les effets inhibiteurs de l'anhydrobiose doivent être exclus de l'interprétation, puisque, dans le même tube et suivant les mêmes conditions de milieu, d'autres Chalcidiens de la même espèce ont évolué normalement à la même saison. Il s'agit là, uniquement, de phénomènes de diapause hivernale, subordonnés obligatoirement à l'action réactivante des basses températures de l'hiver.

Il convient de remarquer, à ce sujet, que chez ces deux Hyménoptères parasites la période d'inhibition du développement survient sans époque absolument fixe, tantôt chez les larves mûres, tantôt chez les nymphes. Sans doute aussi, n'est-elle pas non plus constante dans sa durée, suivant les individus. Des variations doivent exister selon l'intensité plus ou moins grande de la surcharge excrétrice et, partant, suivant le degré d'asthénie des individus. Ce sont vraisemblablement ces différences dans le degré d'asthénie qui permettent d'expliquer les grandes variations que l'on observe, chez certains Cynipides, dans la durée de développement des générations d'hiver.

Chez nos Muscides hivernant dans des conditions d'asthénobiose, nous avons relevé, pour *Mydva platyptera*, des variations analogues, mais d'amplitude à vrai dire peu élevée. Au contraire, les pupes de *Sarcophaga falculata* nous ont offert une égalité frappante dans la marche de leur évolution réactivée par le froid. Nous avons vu survenir les éclosions, exactement le même jour, pour des pupes soumises aux mêmes conditions de température, après une période de latence *de plus de sept mois*. Ceci indique que le degré d'asthénie des individus provenant d'une même ponte est ici à peu près semblable, et que le processus de la décharge excrétrice réactivante s'accomplit avec la même efficacité lorsque les conditions sont tout à fait identiques.

Puisque les périodes d'athermobiose ou d'anhydrobiose se présentent à nous comme exerçant sur les organismes inhibés des effets réactivants analogues, nous sommes fondé à penser que le mécanisme intime de cette réactivation est, dans les deux cas, de même nature. Il faut, comme nous l'avons dit, envisager

dans les deux catégories de processus les phénomènes de décharge excrétrice comme les déterminants réels de la réactivation.

Nous avons vu que chez les insectes hibernants, d'après les observations faites sur nos larves de Muscides comme sur l'œuf du Ver à soie, la période d'athermobiose intervient de manière à garantir les conditions de la décharge urinaire, de la désintoxication générale, en empêchant l'organisme à la fois d'user ses réserves et de se surintoxiquer par une production nouvelle de matériaux d'excrétion. La nécessité de l'épuration physiologique d'hiver, chez d'autres organismes hivernants que les Insectes (rongeurs, batraciens, etc.), ne paraît pas douteuse. Les phénomènes de calcification hibernale signalés par GIARD ⁽¹⁾ chez de nombreux organismes, Bryozoaires, Ascidies, Helix, etc..., se présentent pour nous comme traduisant des conditions de surcharge excrétrice qui se manifestent, au début de l'hiver, par une élimination de calcaire préparant les voies à d'autres phénomènes d'épuration hivernaux.

Les observations récentes de SCHUTTE ⁽²⁾ relatives au Muscide *Hydromyza livens* montrent également que, chez cet insecte, survient à l'approche de l'hiver une élimination de calcaire qui imprègne la paroi de la puppe d'hiver. Cette élimination correspond, pour nous encore, à des phénomènes cycliques de surcharge excrétrice qui déterminent directement l'arrêt d'hiver. Le calcaire est en effet un produit normal d'excrétion malpighienne chez certains types de Diptères; il peut être expulsé au moment de la mue nymphale, comme l'indique KEILIN ⁽³⁾ dans un travail récent. L'excrétion uniquement hivernale de ce produit, chez la puppe d'*Hydromyza livens*, correspond bien à la nécessité d'une décharge prémonitoire des organes d'excrétion, chez un organisme en état de surcharge par des matériaux de désassimilation gênants ou toxiques.

Chez les organismes en anhydrobiose, nous sommes amenés également à penser, d'après tout ce que nous avons dit, que les conditions de la réactivation sont toujours liées à des phénomènes internes d'excrétion ou de désintoxication. Au cours de cette période, en effet, les conditions physiologiques des organismes se trouvent exactement correspondre à celles de

⁽¹⁾ C. R. Soc. Biol., 5 novembre 1898.

⁽²⁾ Zool. Anzeig., LIII, 1921.

⁽³⁾ Quarterly Journ. Microsc. Science, t. LXV, IV, octobre 1921.

l'athermobiose. Tout métabolisme étant interdit par l'absence d'eau, aussi bien que par le froid, les éléments vivants se trouvent donc dans des conditions d'inertie parfaites, permettant le déplacement lent par voie de dialyse et le triage physiologique des produits qui encombrant l'organisme. Ces substances sont entraînées ou fixées dans des régions où elles cessent d'être une entrave à l'activité vitale, lorsque celle-ci se sera de nouveau manifestée.

L'épuration physiologique garantie par l'anhydrobiose, qui place les organismes dans un état de repos plus ou moins absolu, explique, par exemple, la lente préparation que doivent subir les graines avant d'être aptes à une germination active, l'impulsion de développement, souvent exagérée, qui se manifeste à la suite d'un long dessèchement chez les *Apus* et les *Branchipes*, etc...

A ces influences d'épuration préparatoires, les conditions de l'anhydrobiose joignent également, comme on sait, les excitations tonogamiques dues à la réhydratation. Mais ces excitations, on le conçoit, seront d'autant plus effectives que l'organisme aura mieux pu rétablir, par une stase d'épuration prolongée, son irritabilité générale. Ainsi s'explique que ces influences d'excitation n'agissent bien, par exemple dans le forçage artificiel des plantes, que lorsque la période de repos s'est déjà manifestée.

Les actions excitantes de réhydratation brusque, qui jouent un très grand rôle dans la réactivation métabolique des organismes à l'état latent, spores ou graines, végétaux au repos, parasites enkystés ou non, à changements d'hôtes, etc..., ne doivent peut-être leur intervention réactivante qu'à l'existence préalable d'une phase d'inertie, accompagnée de modifications moléculaires d'épuration physiologique, permettant la reprise de l'irritabilité. De même que le muscle ne réagit pas en tout temps aux actions électriques, qu'il passe par des périodes d'inexcitabilité consécutives à la contraction, et dont la succession est particulièrement frappante pour le muscle cardiaque, de même les organismes ou les éléments susceptibles d'asthénobiose ne sont-ils, sans doute, aptes à la réactivation que lorsque leur période d'inertie a pu s'établir spontanément et se développer dans des conditions déterminées.

Bien qu'en apparence, un exposé aussi divers nous ait écarté

de notre sujet originel, il nous a paru cependant digne d'intérêt de rapprocher, dans un même cadre de comparaison, tous ces phénomènes si variés soient-ils, et dont les liens de nature et de cause n'apparaissent point toujours nettement. Peut-être les investigations ultérieures bénéficieront-elles de cet essai synthétique, inspiré par l'étude attentive des curieux phénomènes présentés par les Muscides.

CONCLUSIONS

Nous avons établi, au cours de cette étude, que certaines espèces de Muscides présentent, à l'approche ou non de l'hiver, des phénomènes particuliers d'arrêt de l'évolution qui portent tantôt sur la vie larvaire terminale, tantôt sur la période pronymphale. Ces espèces passent, en effet, par une période critique de surcharge urinaire, qui les astreint à des nécessités d'excrétion.

Nous avons montré que les phénomènes d'inhibition qui caractérisent ces insectes correspondent, en effet, à des manifestations cycliques d'épuisement, d'asthénie générale liées à une accumulation exagérée des produits d'excrétion résultant de l'activité métabolique antécédente. Ces processus d'arrêt spontané d'activité évolutive peuvent ainsi être rapportés à des manifestations biologiques particulières auxquelles nous avons donné le nom de processus d'*asthénobiose*. Il faut entendre, sous cette dénomination, non seulement les périodes de diapause affectant l'évolution de certains types d'insectes, mais, très généralement aussi, l'ensemble des processus de vie latente *spontanée* qui s'observent dans les deux règnes. Dans la très grande majorité des cas, en effet, les processus inhibiteurs qui affectent la vie des organismes, des éléments histologiques ou des tissus embryonnaires, des gamètes ou des éléments de reproduction asexuée, peuvent être rapportés à des phénomènes d'intoxication superficielle, de dépression ou de sénescence. L'asthénobiose se manifeste, tantôt sous forme de périodicité rythmique individuelle plus ou moins précise, tantôt, comme chez nos larves ou pupes de Muscides, sous forme de périodicité cyclique dans la succession des générations.

Les organismes ou les éléments en asthénobiose sont astreints, pour pouvoir reprendre leur activité évolutive, à subir des

influences réactivantes qui peuvent être de natures diverses. Mais le processus le plus fondamental de cette reprise d'activité consiste vraisemblablement dans une épuration physiologique préalable.

Chez un grand nombre d'organismes hivernants, comme les larves ou les nymphes de nos Muscides et sans doute d'un grand nombre d'insectes dont l'activité métabolique précédant les métamorphoses est intense, la période d'asthénobiose nécessite souvent, pour être rompue, l'intervention d'une période plus ou moins prolongée d'*athermobiose*. Au cours de cette phase de vie à température peu élevée, ces organismes éliminent lentement, sans consommer leurs réserves et produire de nouveaux excréta, le trop plein de ceux qui les encombrant. Ainsi s'explique l'intervention du froid dans le cycle des insectes hivernants, comme facteur de rajeunissement et d'épuration spécifique.

Dans d'autres cas, et c'est surtout le fait des organismes estivants, nous voyons l'anhydrobiose se substituer à l'athermobiose, pour produire des effets réactivants identiques. Ces deux facteurs : la déshydratation et l'absence de chaleur, par eux-mêmes facteurs inhibiteurs, peuvent devenir, en favorisant les processus d'excrétion chez les organismes en latence, des facteurs inattendus de réactivation. En imposant aux organismes une inactivité métabolique complète, ils leur permettent une épuration physiologique progressive favorisant la reprise de l'irritabilité générale.

Les organismes ou les éléments frappés de latence ne reprennent, semble-t-il, leur activité qu'à la suite d'une phase d'épuration physiologique. Mais, très généralement aussi, lorsque l'irritabilité générale s'est rétablie, la reprise de l'activité métabolique nécessite encore des impulsions excitatrices. Les actions de réhydratation brusque, ou influences tonogamiques, se retrouvent d'une façon quasi-constante à l'origine des manifestations de réveil de la vie sommeillante. Les Muscides astreints à des périodes d'asthénobiose hivernale n'échappent point à cette loi générale : on doit voir dans les phénomènes de décharge urinaire qui s'accomplissent pendant leur phase d'hibernation, et dans les modifications de concentration moléculaire que ces phénomènes imposent à leur organisme, l'origine première de la réactivation spontanée qui affecte les éléments embryonnaires imaginaires et provoque la reprise de l'évolution.

ÉTUDE BIOLOGIQUE

SUR LE

CRIQUET ÉGYPTIEN

ORTHACANTHACRIS ÆGYPTIA (L.)

Dans ce travail, qui contient malheureusement de nombreuses lacunes, je me suis attaché à l'étude de quelques points particuliers. J'ai pu suivre le cycle évolutif de l'*Orthacanthacris ægyptia* (L.), cycle bien différent de celui de la plupart de nos autres Criquets.

L'étude biologique de ce gros Insecte, admirable matériel, a été bien négligée. Les systématiciens lui consacrent à peine quelques lignes. TARGIONI-TOZZETTI est le seul qui se soit occupé sérieusement de lui et les faits qu'il rapporte ne cadrent pas parfaitement avec ceux que nous avons observés.

Répartition géographique.

L'*Orthacanthacris ægyptia* a une aire de répartition immense. En Europe, BOLIVAR le signale dans toute l'Espagne, TARGIONI-TOZZETTI l'indique comme étant commun en Italie et en Dalmatie ; on le trouve en Sardaigne (AUDINET-SERVILLE, etc...), en Sicile (BRISOUT DE BARNEVILLE).

En France, il est strictement localisé au Midi. D'après les auteurs, sa limite septentrionale serait marquée par la ligne Bordeaux-Montélimar, mais on peut affirmer que cet Insecte est rare en dehors de la zone de l'Olivier. A Bordeaux, où j'ai eu l'occasion de faire de nombreuses chasses entomologiques, je ne l'ai jamais rencontré ; à Floirac, où BROWN l'indique, je l'ai cherché en vain ; à Toulouse, il est fort rare :

MARQUET n'en possédait qu'un exemplaire venant de cette région. Tout cela pour bien préciser que *O. ægyptia* a chez nous son habitat, avant tout, dans la région méditerranéenne, dont il s'écarte assez peu.

HOULBERT l'a signalé en Bretagne (Saint-Malo), mais cette trouvaille est le fait d'une importation par bateau. Les quelques exemplaires rencontrés en Allemagne (Franconie, Thuringe, Mecklembourg) doivent avoir une origine analogue. J'ai étudié cette espèce à Montpellier, où elle est commune pendant toute l'année ⁽¹⁾.

En Afrique, il est commun en Algérie (LUCAS), en Egypte, au Maroc (I, BOLIVAR). Il s'éloigne beaucoup du rivage méditerranéen : on le trouve au Cameroun (ZACHER) sous un climat équatorial.

En Asie, son aire de répartition est très étendue ; il est aussi commun en Asie Mineure, qu'au Turkestan où il est signalé dans la Province de Ferghana par I. V. VASSILIEV. M. DVORNITCHENKO indique les autres Locustiens (2) qui y vivent en sa compagnie, ce sont *Doclostaurus maroccanus* (Thunb.), *Oedaleus nigrofasciatus* (de Geer), *Doclostaurus Kraussi*, *Calliptamus italicus* L., qui habitent tous, à l'exception de *Doclostaurus Kraussi*, le midi de la France. Enfin, certains auteurs le donnent comme vivant dans l'Inde ; je n'ai pas pu me procurer le travail de KIRBY sur les Orthoptères de ce pays.

Ainsi, la répartition géographique du « Criquet égyptien » est extrêmement vaste, ce qui est loin d'être la règle pour les Insectes de grande taille, habituellement beaucoup plus localisés que les petites formes (Cas de la faune microscopique).

A cet égard, les Orthoptères font nettement exception et se montrent dans l'ensemble très largement répartis. — Caractère propre aux groupes anciens.

Le Criquet égyptien existerait donc dans l'Ancien Continent, des régions équatoriales au 45° de latitude Nord. Cette limite septentrionale coïncidant, à peu près, avec la ligne Bordeaux-Montélimar.

(1) J'adresse ici mes meilleurs remerciements à M. CHOPARD pour les renseignements qu'il m'a si obligeamment fournis et à M. SÈIRE qui m'a procuré un très abondant matériel.

(2) J'adopte la nouvelle nomenclature, d'après laquelle les Acridiens s'appellent Locustiens.

Habitat.

O. aegyptia ne semble pas avoir un habitat bien déterminé.

On le rencontre partout; cependant il y a lieu de faire remarquer que ce Criquet, à l'état adulte, est particulièrement fréquent sur les arbres. Dans la garrigue, il est plutôt rare, la flore arbustive de ce milieu assez spécial ne paraît pas lui convenir. En été, les adultes sont communs dans les vignobles où, en raison de leur faible densité, ils ne se montrent pas nuisibles. Ils demeurent sur la Vigne tant que celle-ci conserve ses feuilles; lorsque les ceps sont dénudés, le Criquet émigre vers les arbres à feuilles persistantes (Oliviers, Arbousiers, Pittosporum, etc...) et les prairies; on le trouve aussi sur les Palmiers. En général, surtout en hiver, il recherche les lieux ensoleillés. Il n'est pas rare d'en voir dans les rues de Montpellier, plaqués contre les murs et immobiles pendant des heures. Je l'ai vu voler, à Palavas, à quelques cent mètres de la mer; je l'ai pris au bord même de l'Étang de Thau et de l'Étang de Vendres. Les larves sont particulièrement abondantes dans les lieux herbus et secs.

Régime alimentaire.

L'*O. aegyptia* est un type parfait de polyphage. En élevage, il mange du Chêne vert, de l'Orme, de l'Olivier, de la Vigne, il refuse les Graminées. En été, je l'ai alimenté surtout avec du Frêne dont il accepte très volontiers les jeunes feuilles et en hiver avec du Nerprun. A l'état adulte, il porte de préférence son choix sur le feuillage des arbres. TARGIONI-TOZZETTI l'a signalé comme ennemi du tabac en Italie et en Dalmatie; plus récemment ZACHER l'indique comme étant nuisible à cette plante en Afrique et plus particulièrement au Cameroun; au Turkestan, il s'attaque aux cotonniers, mais jamais il ne s'est montré vraiment dangereux.

J'ai examiné le contenu intestinal d'un très grand nombre d'individus et dans l'un deux j'ai reconnu les débris de la carapace chitineuse d'un Insecte; observation faite en février et

montrant que parfois ce Criquet n'est pas strictement végétarien ⁽¹⁾.

Variabilité.

Les individus capturés dans le Languedoc présentent une variabilité extrêmement faible, tant au point de vue de la taille que de la couleur. Chez quelques exemplaires, la couleur foncière est le jaune plus ou moins sale. La taille de la femelle oscille entre 50 et 65 millimètres, celle du mâle entre 30 et 55 mm. Ces mesures sont celles du corps. Les sexes sont en nombre sensiblement égaux, sauf après la période de grande ponte où les femelles deviennent prédominantes.

Cycle évolutif et Reproduction.

Le cycle évolutif d'*Orthacanthacris ægyptia* diffère profondément de celui des autres Locustiens français, à tel point que l'on peut dire, sans exagération, qu'il en est l'inverse ⁽²⁾, au moins si l'on considère la majorité des cas, laissant de côté les exceptions dont nous nous occuperons, en détail, plus loin.

La plupart de nos espèces indigènes passent l'hiver à l'état d'œufs et n'ont qu'une courte existence sous la forme insecte (Larve et adulte). *Orthacanthacris ægyptia* au contraire, hiverne à l'état adulte, sa vie sous cet état est très longue. La comparaison de son cycle avec celui du *Dociostaurus maroccanus*, par exemple, mettra bien en lumière les différences :

Le *Dociostaurus* pond en juillet-août et l'éclosion n'a lieu

(1) Le tube digestif d'*O. ægyptia* est remarquablement pauvre en Protistes (au moins dans la région de Montpellier). On ne peut y signaler qu'une flore bactérienne banale et peu abondante.

(2) Je prends connaissance après la rédaction de ce travail du magnifique ouvrage de CHOPARD sur les Orthoptères de France. — Cet auteur donne quelques renseignements biologiques sur notre espèce. Ils coïncident avec nos observations personnelles; cependant je dois faire remarquer que, dans le Languedoc, les éclosions en avril sont rares et proviennent des pontes tardives effectuées à l'entrée de la saison froide. — Dans ce cas, l'hivernage se fait à l'état d'œuf et nous retombons alors dans la règle générale des Locustiens.

qu'au printemps suivant ; dans notre pays, pas avant avril. La durée de la vie à l'état d'œuf dépasse largement 8 mois.

L'*Orthacanthacris* confie son oothèque au sol en mai-juin. Le développement des œufs est immédiat et l'Insecte a atteint toute sa taille vers la fin août ; il passe l'hiver et pond au printemps ou à l'été suivant. La vie à l'état d'œuf dure à peine quelques semaines.

L'accouplement. — Avant d'indiquer les particularités de cet acte chez *O. ægyptia*, il est nécessaire de fournir quelques détails sur la formation des gonades. Elle diffère beaucoup de ce qui a été observé chez les autres Locustiens.

La spermatogenèse s'effectue rapidement ; en octobre les jeunes mâles ont déjà leur réceptacle séminal bourré de sperme ; les spermatozoïdes sont groupés en faisceaux et plantés comme des épingles sur une calotte de nature cytoplasmique (aucune trace d'appareil nucléaire n'est présentée par cette formation). Cette calotte a la forme d'un bérêt basque ; les têtes des spermatozoïdes sont fixées à la concavité de cette cupule. Les auteurs qui ont étudié la spermatogenèse des Locustiens n'ont pas suffisamment attiré l'attention sur ce spermatophore dont j'expliquerai prochainement, dans un travail cytologique, la curieuse formation (¹). Le spermatozoïde est extrêmement long, la tête filiforme et rectiligne mesure de 120 à 130 μ , la queue dépasse 300 μ . Les mouvements des spermatozoïdes d'un même faisceau sont synchrones, il en résulte un déplacement total et très puissant du spermatophore qui progresse la calotte en avant, tandis que le long chevelu des queues décrit une courbe à nombreuses sinuosités.

Quelques auteurs ont décrit les organes génitaux annexes des Locustiens, en particulier FÉNARD, mais ils se sont très peu préoccupés du rôle de ces organes. Chez *O. ægyptia* mâle, au point de jonction des deux canaux déférents, débouchent symétriquement 16 paires de tubes en cul-de-sac. FÉNARD a bien vu que deux de ces tubes jouent le rôle de vésicules séminales, ils sont

(¹) Je puis indiquer dès maintenant que les spermatocytes de premier ordre contiennent 22 autosomes et 1 hétérochromosome de très grande taille. On retrouve facilement les spermatocytes de deuxième ordre à 11 et à 12 éléments chromatiques. En somme la formule chromosomiale de notre espèce est celle que l'on a déjà indiquée dans la famille des Locustiens.

nettement plus longs que les autres et enroulés sur eux-mêmes au sein d'une épaisse couche de tissu adipeux d'un beau jaune orangé. Les autres paires de tubes diffèrent physiologiquement, et ceci n'avait pas été encore observé : quatre paires sont d'un blanc laiteux, leur sécrétion est granuleuse et de nature grasseuse ; onze paires sont transparentes, leur sécrétion est hyaline et de nature très probablement muqueuse. Ce point sera d'ailleurs précisé dans l'étude cytologique dont on a déjà parlé. Ces diverses sécrétions contribuent à la formation du sperme. Les spermatozoïdes peuvent demeurer plusieurs mois intacts dans les vésicules séminales.

L'ovogenèse, chez notre Criquet, suit une courbe de développement extrêmement différente de celle de la spermatogenèse. Autant celle-ci est rapide, autant celle-là est lente.

L'élaboration des œufs débute avec la vie larvaire ; en hiver elle est presque complètement suspendue, les ovaires se présentent comme une masse impaire, triangulaire, blanchâtre. Les gaines ovigères sont alors très petites, elles restent dans cet état jusqu'en Avril ; à partir de ce mois, leur développement s'accélère et devient rapide. Un seul œuf par gaine atteint son développement complet et en moyenne une seule gaine sur deux donne un œuf. Chaque ovaire fournit une quarantaine d'œufs.

Chez la majorité des Locustiens la formation des gonades marche de pair dans les deux sexes. C'est ce que j'ai pu vérifier pour plusieurs espèces de *Stenobothrus*, mais cependant la spermatogenèse est toujours achevée avant l'ovogenèse, qui demande l'accumulation d'une grande quantité de substances de réserve.

Dans notre espèce (Criquet égyptien) l'instinct sexuel, au moins chez la femelle, n'est nullement en rapport avec l'état des éléments reproducteurs. Celle-ci se prête aussi bien à l'accouplement lorsque ses ovaires sont très petits que lorsqu'ils ont atteint toute leur taille. Une fois de plus se vérifie, chez l'Arthropode, l'indépendance qui existerait entre les gonades et les caractères sexuels secondaires.

L'accouplement par lui-même ne présente rien de spécial et ne diffère pas sensiblement de celui des autres Locustiens. On n'observe pas de préludes à l'acte sexuel, le mâle se

hisse sur la femelle et s'y maintient à l'aide des pattes antérieures et intermédiaires. Les membres postérieurs ne jouent aucun rôle ; ils sont légèrement relevés, le tibia étant replié sous le fémur. — Nous montrerons plus loin la grande importance théorique de cette constatation.

Le fonctionnement des diverses pièces des armatures génitales au cours de la copulation n'a pas été bien précisé. Mes observations personnelles ont visé à combler cette lacune et j'ai pu déterminer le rôle qui revient à chacune d'elles. La plaque sous-génitale du mâle bascule le plus possible vers le bas et ce mouvement s'accompagne d'une traction sur le capuchon inférieur, repli membraneux très développé, qui est ainsi ramené en avant. Le pénis, organe sclérifié, bifide à l'apex, fait alors saillie et est presque vertical, ses valves inférieures se voient nettement et contribuent à le maintenir rigide. Toute la région périanale est comprimée. La plaque sous-génitale du mâle est passée sous celle de la femelle qui s'est quelque peu abaissée.

Les valves de l'oviscape conservent leurs rapports normaux, mais l'oviscape tout entier est légèrement ramené vers le haut. L'ouverture vulvaire s'ouvre alors béante, le mâle enfonce profondément son pénis dans le vagin. Le sperme très visqueux s'écoule lentement et monte dans la spermathèque de la femelle. Là, les spermatozoïdes abandonnent la calotte à laquelle ils étaient fixés et deviennent ainsi libres dans la lumière du tube. La calotte cytoplasmique est probablement digérée par les voies génitales de la femelle.

Le sperme peut rester plusieurs mois dans la spermathèque sans présenter aucune trace d'altération, l'abondante sécrétion des glandes unicellulaires crée un milieu particulièrement favorable à sa conservation. Le sperme qui provient des accouplements automnaux se retrouve au printemps absolument intact.

La durée de l'accouplement est variable, elle est généralement très longue. Il n'est pas rare de noter des copulations persistant pendant plus de 36 heures. Le coït peut-être interrompu et repris sans difficulté.

Mâles et femelles s'accouplent un grand nombre de fois au cours de leur vie ; *tous* les accouplements observés ont eu lieu à une température égale ou supérieure à 14° C.

En octobre, débute une première période d'accouplement qui dure jusqu'en novembre. Mais, par les journées ensoleillées de décembre et de janvier, j'ai vu maintes fois des Criqueux accouplés. La deuxième période commence avec la deuxième quinzaine de mars et peut s'étendre jusqu'au mois de juillet ; à ce moment presque tous les mâles sont morts. On observe d'ailleurs la diminution de leur nombre aussitôt après la période de grande activité, qui comprend mars et avril. Dans mes élevages, le 8 juin tous les mâles avaient disparu, mais je dois dire qu'à cette date j'en ai encore trouvé dans la nature.

La ponte. — La copulation ne déclenche pas la ponte, il n'existe pas de rapport évident entre ces deux actes, comme on l'a constaté bien des fois chez les Insectes.

La femelle demeure seule pendant la ponte, aucun mâle ne s'approche d'elle. Il y a là une grosse différence avec les faits signalés chez *Doclostaurus maroccanus* et chez *Schistocerca tartarica*.

En élevage, la première ponte eut lieu au début de mai, époque à laquelle les accouplements sont encore très nombreux.

Dans les cages, il est assez difficile d'obtenir des pontes normales. Le sol est constitué par de la terre mélangée à de petits cailloux, par du sable et surtout par de la terre compacte. Cette diversité de conditions n'empêcha pas la majorité des pontes d'être anormales. Les œufs étaient déposés au hasard, par petits paquets, à la surface du sol et enrobés dans une couche plus ou moins épaisse de mucus spumeux. *L'abdomen ne s'allonge pas au cours de ces pontes.* La femelle semble tout simplement se décharger d'un fardeau gênant.

Les pontes normales eurent lieu dans un sol ni trop compact ni trop meuble ; mais on ne peut pousser très loin les précisions, car on observe assez souvent des pontes en terrain très dur et en terrain friable. La consistance du sol jouerait un rôle assez effacé, ce qui est surprenant. Croyant qu'une sensation de contact sur les côtés de l'abdomen faciliterait l'émission des œufs, je recouvris, en partie, de petits cailloux le sol d'une cage : les pontes ne furent pas plus nombreuses. Le déterminisme de l'acte demeure encore obscur ; cependant les observations faites à plusieurs reprises permet-

tent d'entrevoir le rôle joué par d'autres facteurs. Certaines femelles, avant de livrer leurs œufs au sol, creusent plusieurs trous dans des milieux différant par leur état hygrométrique. Tout se passe comme si la femelle appréciait cet état, par un mécanisme totalement inconnu, et n'effectuait sa ponte que lorsque le degré hygrométrique du sol est suffisamment élevé. Dans mes élevages, les œufs se sont montrés très sensibles à la dessiccation, celle-ci entravant tout développement.

Actuellement on peut admettre que les principaux facteurs conditionnant la ponte sont le degré de consistance et l'état hygrométrique du sol. Le champ reste, d'ailleurs, ouvert à l'expérimentation qui donnera sans doute la clef de cet intéressant problème (1).

La femelle dont les œufs sont arrivés à maturité a un abdomen replet. Pour pondre, elle se campe solidement sur les deux paires de pattes antérieures, comme chez *Schistocerca tartarica* les membres postérieurs peuvent être relevés, leur rôle est quasiment nul. Des femelles amputées de leur troisième paire de pattes effectuèrent des pontes normales. L'abdomen se recourbe et tâte le sol, tout comme ferait un doigt. Les valves de l'oviscapte jouent le rôle de pioche, les paires supérieures et inférieures s'écartant avec force et peu à peu l'abdomen s'enfonce dans le sol. Le puits creusé est sensiblement plus long que l'abdomen, en effet celui-ci s'allonge considérablement. L'allongement porte surtout sur les premiers segments. Les derniers participent très peu à l'élongation, observation déjà faite par LA BAUME chez *Dociostaurus maroccanus*.

Bien que la ponte soit relativement facile à observer, le mécanisme qui provoque l'allongement de l'abdomen n'est pas encore parfaitement expliqué. KUNCKEL d'HERCULAIS (1894) essaie de fixer dans leur attitude des femelles en train de pondre, en leur injectant soit de l'alcool absolu, soit une solution de bichromate de potassium. J'ai refait cette expé-

(1) CAPPE DE BAILLON arrive à des conclusions quelque peu différentes à propos des *Phasgonuridés* : « Les Locustiens (Phasgonuridés) qui déposent leurs œufs dans la terre semblent moins soucieux de l'état hygrométrique du sol que de son degré de consistance ; ceux qui pondent dans les végétaux sont indifférents à l'espèce végétale, mais, comme les premiers, ils n'effectuent leurs pontes qu'en milieu compact ».

rience, non pas sur *O. aegyptia* mais sur *Calliptamus italicus* ; elle ne m'a pas paru concluante, la mort n'est pas immédiate, l'Insecte se contracte plus ou moins, déformant assez sensiblement son abdomen ; l'injection d'un liquide dans l'hœmocœle d'un Criquet rend très difficile l'appréciation du rôle du sang dans l'allongement de l'abdomen. Cependant quels que soient les inconvénients de l'expérience de KUNCKEL elle n'en conserve pas moins quelque valeur. Elle permet en effet de constater, en ponctionnant le tube digestif, la sortie d'une certaine quantité d'air.

L'afflux sanguin dans la partie postérieure du Criquet ne peut pas expliquer à lui seul la turgescence abdominale, comme le prétend LA BAUME, dans son volumineux mémoire. La quantité de sang chez le Criquet égyptien est plutôt faible. On peut d'ailleurs accorder un rôle à cet afflux, mais pas le principal. L'accumulation du sang dans l'abdomen est vraisemblablement provoquée par une contraction des muscles thoraciques ; extérieurement rien ne trahit cette contraction.

L'allongement de l'abdomen est, avant tout, dû à la déglutition d'air par l'Insecte. Le mécanisme de cet acte n'a pas encore été décrit, je crois que les mouvements de l'hypopharynx y tiennent le principal rôle. Pendant la ponte, les pièces buccales sont presque immobiles, les palpes seuls demeurent actifs. Ils doit y avoir également des contractions de l'œsophage.

A priori, on comprend mal comment le gonflement du tube digestif provoque un allongement de l'axe longitudinal alors que l'axe transversal n'augmente pas d'une manière appréciable. L'expérience cruciale consiste à insuffler de l'air dans le tube digestif d'une femelle. On est surpris que KUNCKEL n'ait pas eu l'idée de la faire. Je l'ai facilement réalisée : il suffit d'introduire l'extrémité d'une pipette en verre dans la bouche du Criquet, après avoir pratiqué un volet dans la tête et dans l'articulation céphalo-thoracique, afin de pouvoir ligaturer, au moyen d'un fil, l'œsophage sur la pipette. En soufflant doucement, on provoque une élongation de l'abdomen portant surtout sur les premiers segments. Ainsi sont vérifiées les vues de KUNCKEL.

La ponte par elle-même ne diffère pas de celles des autres

Locustiens et je n'ai rien de nouveau à ajouter. Le puits où sont déposés les œufs est creusé comme chez les autres Criquets. J'appelle l'attention, ainsi que VAYSSIÈRE l'a fait dans son mémoire sur *Doclostaurus maroccanus*, sur la courbure de l'abdomen pendant le forage du trou ; elle est l'inverse de celle qu'indique les anciens auteurs, c'est-à-dire que la concavité est dorsale au lieu d'être ventrale, elle est d'ailleurs peu prononcée. L'émission des œufs se fait alors que l'oviscapte est au repos : l'œuf glisse entre la plaque sous-génitale et la paire de valves inférieures. Le mucus qui accompagne la ponte est sécrété par le boyau calicial qui, dans cette espèce, est extrêmement développé.

Le nombre des œufs, dans une oothèque, est variable, en moyenne on en compte de 30 à 50. La femelle opère sa ponte le plus souvent en deux reprises, séparées par des intervalles plus ou moins longs. Tous les œufs mûrs contenus dans les gaines ovigères sont expulsés, à l'exception d'un ou de deux. Ils mesurent en moyenne 7 mm. 5 de long sur 1 mm. 5 de large, ils sont légèrement recourbés. Leur coque est fortement imprégnée de chitine dont les épaississements en saillie dessinent un réseau d'hexagones. La ponte dure généralement plus d'une heure, la femelle applique étroitement son sternum sur le sol, les ailes sont appuyées et froissées contre la terre. La sortie de l'abdomen se fait progressivement. La femelle abandonne alors sa ponte, à laquelle elle peut survivre pendant longtemps ; elle jouit d'une longévité plus grande que le mâle.

Les faits que nous venons de décrire peuvent être considérés comme normaux ; mais il y a des exceptions fort intéressantes. Une femelle étudiée avec grand soin s'est comportée bien différemment. Elle effectue en juillet, une ponte normale dont je n'ai pu compter les œufs ; elle continue à s'alimenter et ne présente jusqu'en octobre rien de particulier. Le 10 octobre, je recueille sur le sol de la cage où elle est isolée un long boudin 5 cm. 5 de long sur 8 mm. de diamètre (Fig. 1) constitué par du mucus desséché et ne renfermant, *aucun œuf*. Les glandes annexes de l'appareil génital peuvent donc fonctionner à d'autres moments que pendant la ponte. Cette *fausse ponte* n'a pas été encore signalée à ma

connaissance. FABRE parle bien des pontes anormales de l'*Acrida nasuta* (L.) mais toutes contiennent des œufs, avec, il est vrai, une proportion considérable de mucus. Cette fausse ponte met en évidence l'indépendance, dans certains cas, des glandes génitales proprement dites et des glandes annexes, en particulier, du boyau calicial. La femelle continue à s'alimenter et le 1^{er} décembre elle dépose *sur le sol* cinquante œufs parfaitement développés et enrobés dans une très faible épaisseur de mucus. Je dois noter qu'elle s'était accouplée plusieurs fois en octobre et novembre avec les différents mâles qui lui furent offerts.



Fig. 1. — Une fausse ponte. *Gr. nat.*

Sa ponte achevée, ses mouvements deviennent très faibles, elle cesse de manger. Elle est sacrifiée le 3 décembre ; son immobilité était alors presque complète. Dans les ovaires, il ne reste qu'un œuf. La vésicule séminale contient en petit nombre des spermatozoïdes paraissant bien normaux. Le corps adipeux n'est pas partout du beau jaune habituel ; toute la région dorsale, celle qui avoisine le cœur en particulier, est brune. Cette coloration est due à la présence dans les cellules de gouttelettes grasses d'un brun foncé. Cette femelle a donc

vécu environ un an et demi. Sa vie génitale a été fort complexe et montre qu'un intervalle extrêmement long peut s'étendre entre les deux pontes. D'autre part, il est permis de se demander si pendant ce long laps de temps un certain nombre des gaines ovigères qui n'avaient pas donné naissance à des œufs, n'ont pas poursuivi leur évolution et engendré à leur tour des éléments reproducteurs. Le grand nombre des œufs pondus (50) la première fois donne quelque vraisemblance à cette hypothèse. Nous verrons bientôt l'intérêt biologique présenté par cette exceptionnelle évolution individuelle.

L'hivernage. — *O. ægyptia* hiverne, sous nos climats, à l'état adulte, particularité qui se rencontre rarement chez les Locustiens français. — Dans le Languedoc méditerranéen deux

autres espèces paraissent hiverner normalement à l'état adulte : *Aeolopus strepens* (Lat.) et *Paratettix méridionalis* (Rambur) ⁽¹⁾.

Quelques observations faites sur la première espèce permettent de dire que le cycle de ce Locustien se rapproche sensiblement de celui d'*O. ægyptia*. En effet, la ponte a lieu au printemps peu de temps après l'hivernage, les œufs ne sont mûrs qu'à cette date ; mais cette espèce possède peut-être bien deux générations, la première adulte en juin-juillet, la deuxième en octobre, c'est celle-ci qui hiverne. *Paratettix méridionalis* se comporte peut-être également comme le Criquet égyptien, je l'ai rencontré en grande abondance, en plusieurs points, au cœur même de l'hiver ; en été je l'ai cherché vainement dans les mêmes gîtes. Aux environs de Montpellier, il n'est pas rare de trouver au cours de la mauvaise saison *Acrydium depressum* (Bris), *Aeolopus thalassinus* (F.) *Acrotylus insubricus* (Scop) et divers *Stenobothrus*. En décembre j'ai recueilli un exemplaire de *Locusta danica* L. et un de *Calephorus compressicornis* (Lat.)

Chez presque toutes ces espèces l'hivernage est plutôt exceptionnel, tandis qu'il est constant pour le Criquet égyptien, et fait partie du cycle normal.

L'hivernage a lieu aussi, mais rarement, à l'état larvaire ; sur une population hibernante dépassant trois cents individus, j'ai compté seulement deux larves, toutes les deux du cinquième âge. Pendant l'hiver, le développement est arrêté. Un des individus effectua, au début d'avril, sa mue qui fut anormale. Ces larves proviennent des pontes tardives émises par certaines femelles, *mais ne représentent pas une deuxième génération*. TARGIONI-TOZZETTI a pris ces éclosions tardives pour des naissances anticipées ayant lieu en automne. Les femelles issues des pontes déposées au printemps sont incapables de donner en automne une deuxième génération, leurs ovaires ne sont pas développés. Les larves hibernantes sont les sœurs des femelles adultes, mais proviennent de pontes faites à l'arrière-saison. On ne peut donc parler, au moins pour les Criquets languedociens, d'une deuxième génération.

(1) Il est intéressant de faire remarquer que le cycle d'*O. ægyptia* est comparable à celui de certains Grillons.

TARGIONI-TOZZETTI fait allusion à des pontes livrées au sol en automne et éclosant au printemps suivant. Je n'ai pas eu l'occasion de faire des observations analogues. Cependant, celle d'une femelle pondant au début de décembre autorise à admettre les faits rapportés par l'auteur italien, mais cette femelle ne provenait pas des pontes du printemps (lors de sa dernière ponte elle avait une vingtaine de mois).

Les pontes automnales sont d'ailleurs exceptionnelles, tout au moins dans le Languedoc méditerranéen; dans d'autres régions, il n'en est peut-être pas de même; à cet égard l'étude des *Orthacanthacris* vivant sous les tropiques serait particulièrement instructive.

On peut donc admettre qu'il n'existe en France qu'une seule génération échelonnant sa ponte de telle sorte qu'il est possible de rencontrer, à la même époque, des stades très différents. Cependant il est bon d'insister pour bien marquer que l'évolution de beaucoup la plus fréquente est celle qui a été indiquée au début de ce travail ⁽¹⁾.

Pendant l'hiver le Criquet égyptien n'est jamais complètement inactif, il continue à s'alimenter, à se déplacer. En somme on ne constate qu'un simple ralentissement de l'activité, mais pas de repos total. Par les journées ensoleillées, il retrouve toute sa vivacité et vole d'arbre en arbre en faisant claquer les ailes. Cet insecte ne s'abrite pour ainsi dire point; nous reviendrons sur ce sujet à propos de l'action de la chaleur.

Attitudes et réflexes.

O. ægyptia est habituellement orienté la tête dirigée vers le haut; au repos, il se place suivant une direction qui se rapproche beaucoup de la verticale. Il présente un géotropisme négatif bien net.

(1) J.-H. FABRE, dans ses études sur les Criquets, décrit la biologie du *Locusta Danica* L. (= *Pachytillus cinerascens*), mais certains détails incitent à penser que le célèbre entomologiste a confondu cette espèce avec *O. ægyptia*. C'est ainsi qu'il indique *P. cinerascens* comme se rencontrant « même au cœur de l'hiver » ce qui est exact, mais assez exceptionnel; il note aussi le battement des ailes comme si l'insecte allait prendre le vol, etc...

D'ailleurs son fils Paul H. FABRE, dans les *Morceaux choisis extraits des Souvenirs Entomologiques* donne une photographie (p. 248) d'un « Criquet cendré » qui n'est qu'un *O. ægyptia*.

La progression sur un végétal est lente, le Criquet déplace d'abord les deux premières paires de pattes, puis les membres postérieurs, souvent maintenus soulevés. Ces membres, avant de reprendre contact avec le substratum tâtonnent maladroitement. La troisième paire de pattes fixée, les membres antérieurs entrent à nouveau en action et ainsi de suite.

Pour manger, le Criquet saisit la feuille entre les membres antérieurs et la porte au niveau des mandibules; il l'attaque par la tranche.

On peut immobiliser les Criquets ♂ et ♀ par le procédé de RABAUD (Compressions latérales du thorax et pression sur le sternum), mais on réalise plus facilement le même état en pratiquant des tractions plus ou moins prolongées sur les antennes. Les première et deuxième paires de pattes s'écartent, les antennes sont parfois repliées en arrière et plus souvent étendues en avant rectilignement. Certains individus agitent spasmodiquement leurs membres pendant la période d'immobilité dont la durée varie avec la température. A 13°, elle est de 4 à 10 minutes, à une température plus élevée, elle diminue beaucoup, elle est extrêmement difficile à obtenir lorsque l'on opère au soleil. Ainsi que l'a bien démontré RABAUD, on ne doit pas confondre cette immobilisation réflexe avec l'absence de tout mouvement, comme on la constate parfois pendant plusieurs heures chez notre Criquet.

O. ægyptia n'émet aucun son, au moins en captivité. On observe très fréquemment des individus qui se campent sur les membres antérieurs et battent violemment des ailes comme s'ils allaient prendre leur vol. Celui-ci s'accompagne, surtout au départ, d'un claquement dû à l'entrechoc des différentes pièces de l'appareil alaire entre elles.

L'autotomie des pattes postérieures et la loi de LESSONA. — En 1868, le naturaliste italien LESSONA énonçait la loi suivante :

« Le fait de la facile reproduction d'une partie enlevée est en rapport avec un autre fait : la facilité de perdre cette partie » (1).

Il prenait les preuves de sa proposition dans la régénération facile des pattes, de la mandibule inférieure, de la queue des

(1) LESSONA s'exprime plus loin ainsi : « Si reproducone certe parti in quegli animali che facilmente le possono perdere ».

Tritons, de fragments d'Actinies, de portions de la tête des Gastéropodes marins, des viscères des Holothuries, tous animaux exposés à des pertes fréquentes de ces parties et à puissance régénérative considérable. DARWIN d'abord, puis WEISMANN adoptèrent cette loi et s'efforcèrent de la vérifier en multipliant les exemples. Pour ces auteurs la régénération est une manifestation de l'adaptation établie par sélection naturelle. GIARD accepta également la loi de LESSONA et en trouva des applications dans *Asterias richardi* E. Perrier et *Stolasterias neglecta* E. Perrier parasitées par un grand Myzostome (*Myzostoma asteriae* Maz) qui provoque une autotomie très fréquente des bras. Chez ces Etoiles de mer on constate une puissance régénérative très développée qui, pour GIARD, est aussi le résultat d'une adaptation.

En 1893, DELAGE ⁽¹⁾ fit un examen critique de cette théorie et souleva maintes objections, il cita en particulier la régénération d'organes internes non soumis habituellement à des traumatismes, celle du bec de la Cigogne de Kennel, etc., etc. Mais le meilleur argument contre cette loi lui échappa ; il est fourni par les Orthoptères sauteurs. La troisième paire de pattes de ces Insectes s'autotomise avec la plus grande facilité, la moindre pression sur les fémurs postérieurs provoque la chute de tout le membre au niveau de la ligne de suture fémoro-trochantérienne, et cependant aucune régénération ne suit la suppression de cet appendice. Il est bien difficile de concilier ce fait avec la loi de Lessona.

BORDAGE dans son excellent travail intitulé *Recherches sur l'autotomie et la régénération* en vit très bien l'importance ; mais au lieu de repousser la loi, il s'efforça de faire cadrer cette exception avec elle. Son raisonnement peut se résumer ainsi : les Orthoptères sauteurs dépourvus de leurs membres postérieurs se trouvent en état manifeste d'infériorité vis-à-vis de leurs congénères non mutilés ; ils sont aussi mal armés que possible dans la lutte pour la vie (en particulier, les Grillons mâles). Si l'amputation des membres postérieurs a porté sur la larve, celle-ci effectuera ses mues avec une extrême difficulté,

(1) T.-H. MORGAN (1898-1902) porta un rude coup à la théorie par son étude sur *Eupagurus longicarpus* qui régénère des membres non soumis à l'autotomie et parfaitement protégés.

les adultes mutilés n'accompliront pas leurs fonctions génésiques. La sélection naturelle entre donc en jeu : les individus mutilés ne seront suivis d'aucune descendance. Il n'y a pas eu d'adaptation possible et l'exception des Orthoptères sauteurs à la loi de Lessona n'est qu'une apparence trompeuse.

Malheureusement, ce très habile raisonnement n'est qu'un raisonnement ; il ne correspond pas aux faits révélés par l'expérience et l'observation. Avant de les exposer, je dois dire que je partage pleinement la manière de voir de BORDAGE vis-à-vis des larves amputées : chez elles, la mue devient quasiment impos-



Fig. 2. — Accouplement d'un ♂ normal avec une ♀ ayant subi l'autotomie de la troisième paire de pattes.

sible, la suspension de l'Insecte pendant cette opération (c'est le cas d'*O. aegyptia*) étant réalisée le plus souvent à l'aide des pattes postérieures. L'autotomie chez la larve est d'ailleurs moins facile à provoquer que chez l'adulte, elle y est beaucoup plus rare.

Voici les faits que j'ai observés : l'autotomie des membres postérieurs d'*O. aegyptia* est soumise aux mêmes règles que celle des autres Orthoptères sauteurs ⁽¹⁾ (*Ensifères* et *Locus-*

(¹) *O. aegyptia* offre quelquefois une rupture très spéciale du membre postérieur qui se brise bien au niveau de la suture fémoro-trochantérienne, comme dans le cas classique, mais aussi au niveau du tiers antérieur du tibia. Cette rupture est spontanée. J'ai eu l'occasion d'observer deux fois ce phénomène chez le Criquet égyptien, une fois chez *Aeolopus strepens* (Lat) et chez *Tettigonia albifrons* (F.)

tidés). Dans la nature, on rencontre très souvent des individus ayant perdu une ou deux pattes de la troisième paire. Il m'a semblé que l'autotomie est plus fréquente chez la femelle que chez le mâle ; j'ai d'ailleurs eu l'occasion de faire une constatation analogue sur le *Chorthippus parallelus* (Zett.).

Dans les cages d'élevage plus de la moitié des individus était mutilée. Chez *O. ægyptia*, l'accouplement entre Insectes mutilés n'est pas une rareté. Il n'est pas plus difficile à réaliser que celui des individus intacts. Tous les auteurs qui ont assisté à la copulation des Orthoptères sauteurs sont unanimes à remarquer l'inutilité des membres postérieurs au cours de cet acte ; ceux du mâle, en particulier, sont presque toujours relevés et ne lui servent pas à se maintenir sur la femelle, ce rôle est dévolu aux deux premières paires. Les trois cas possibles se sont présentés à l'observation : ou le mâle seul, ou la femelle seule (fig. 2) ou les deux conjoints sont amputés. La mutilation portant sur un ou deux membres. Dans tous les cas la durée de l'acte sexuel est normale et les Insectes le réalisent facilement. Voilà un premier point établi et mon étonnement, après mes multiples observations, fut très grand lorsque je lus la réponse de J.-H. FABRE à une lettre de BORDAGE ; le célèbre naturaliste écrivait « je pense qu'ils (Criquets et Sauterelles) seraient dans l'impossibilité d'accomplir ces fonctions (fonctions génésiques) ». Comme quoi l'observation est toujours supérieure au raisonnement.

Ce premier fait suffirait amplement à ruiner la théorie de BORDAGE, mais il n'est pas le seul ; en effet les femelles dépourvues de leur troisième paire de pattes sont capables de pondre. La femelle dont j'ai rapporté tout au long l'histoire avait perdu ses membres postérieurs avant d'effectuer sa première ponte, et celle-ci fut normale. J'ai d'ailleurs refait cette observation sur d'autres individus. Dans le forage du trou le rôle des membres postérieurs est très effacé. VAYSSIÈRE le dit nettement dans son mémoire sur le *Dociostaurus maroccanus* : « la troisième paire, comme cela a déjà été fort bien observé, ne sert à rien pendant la ponte ». Les figures données par KUNCKEL D'HERCULAI pour le *Schistocerca tartarica* sont très convaincantes à cet égard.

Nous arrivons donc à conclure que les *Locustidae* mutilés

sont parfaitement capables de se reproduire et aussi aptes que leurs congénères indemnes à engendrer une descendance.

D'autres constatations permettent d'arriver au même résultat et d'étendre aux *Ensifères* cette conclusion. Il existe des *Phasgonuride* (*Microcentrum retineree*, *Barbitistes Oeskayi*, etc.) qui déposent leurs œufs sur les feuilles de divers végétaux, il est bien évident que, dans ces espèces, l'absence des membres postérieurs ne s'oppose pas à l'émission normale des œufs ⁽¹⁾. Ces membres ont avant tout un rôle prépondérant dans le saut. Dans la marche même, leur utilité est médiocre, comme nous l'avons montré dans le paragraphe précédent.

Ainsi, il ne peut plus être question d'expliquer l'exception des Orthoptères sauteurs à la loi de Lessona par le simple jeu de la sélection. Celle-ci n'entre pas en ligne de compte. Toutes les subtilités imaginées pour éluder cette difficulté ne peuvent s'opposer à l'observation de faits précis. Et désormais, il est permis de se demander s'il n'est pas bon de se ranger à l'avis de DELAGE et de T.-H. MORGAN en abandonnant d'une façon définitive la proposition du naturaliste italien.

Influence du milieu.

Action de la chaleur. — Le 11 novembre un élevage est placé dans une étuve à 30° où l'atmosphère est maintenue humide. Mâles et femelles sont en égales proportions. Les mâles ont leurs vésicules séminales bourrées de spermatozoïdes, les ovaires des femelles sont très petits. Les Insectes sont nourris avec du Nerprun; on place également dans leur cage un récipient contenant du son mélassé auquel je ne les ai jamais vu toucher. Ils s'accommodent parfaitement de leur nouveau mode de vie, ils consomment une quantité relativement énorme de feuillage; leur activité devient intense, en revanche leur phototropisme est très atténué, peu d'individus sont accrochés à la paroi de la cage tournée vers la lumière,

(1) Cependant, chez quelques autres espèces qui pondent dans les tiges, en particulier *Conocephalus (Xiphidion) dorsalis* (Lat) le rôle des pattes postérieures dans la ponte semble être important (CAPPE DE BAILLON). Chez *Leptophyes punctatissima* (Bosc) qui pond dans des végétaux peu consistants, la troisième paire joue un rôle moindre, l'insecte maintenant son ovipositeur entre les mandibules au cours de l'émission des œufs.

leur répartition par rapport à celle-ci devient assez quelconque ⁽¹⁾.

En décembre, ont lieu des accouplements dont la durée est sensiblement la même que celle des accouplements opérés en conditions normales. Le 26 décembre, deux femelles sont sacrifiées, l'une prise dans l'étuve l'autre dans la nature. Le corps adipeux de la première est *extrêmement* abondant, d'un beau jaune orangé très vif ; beaucoup de sang. Celui de la deuxième est bien moins développé, peu de sang baigne les tissus dont la « sécheresse » est tout à fait frappante ; mais, chez l'une comme chez l'autre, les ovaires ont le même volume, le même aspect. Des dissections faites dans des conditions semblables le 10 janvier, les 5 et 28 février, le 25 mars fournissent les mêmes résultats. L'accumulation des réserves, l'augmentation du métabolisme ne provoquent donc pas le développement des ovocytes. Pour les gonades du Criquet, il y a donc un cycle fixé héréditairement et un changement de milieu de quelques mois ne suffit pas à le modifier. Ce fait est à rapprocher de l'action de la chaleur sur le Ver à soie ; la race univoltine, soumise à une température élevée n'en devient pas pour cela bivoltine. Il est intéressant de noter cette indépendance des ovaires vis à-vis du métabolisme général de l'être. Dans le cas particulier qui nous occupe quelle que soit l'intensité des échanges la glande génitale conserve la même faculté d'élaboration : ni augmentation ni diminution sensibles.

Un autre fait important a été nettement mis en évidence par cet élevage à température élevée. A 30° la mortalité devient très faible, on enregistre dans les quatre premiers mois une seule mort, celle d'un mâle, soit environ 2 0 0 de la population étudiée. Si l'on compare ce chiffre à celui que fournit la statistique des élevages faits à la température d'un appartement (température légèrement supérieure à celle du dehors), on est frappé par l'énorme différence qui existe entre eux. D'un côté 2 0/0, de l'autre 30 à 95 0/0. Il était intéressant d'étudier la mortalité dans la nature ; une pareille enquête se heurte à des difficultés, cependant les faits constatés autorisent à dire que la mortalité y est également très

(1) La lumière reçue par la cage est plutôt faible et ce facteur joue aussi son rôle dans le phototropisme.

élevée. J'ai recueilli un grand nombre de Criquets plus ou moins languissants et qui, laissés dans des conditions en tous points analogues à celles où on les avait trouvés moururent très peu de temps après leur capture. Les cadavres de Criquets se rencontrent fréquemment dans la nature.

A quel facteur faut-il attribuer ces hécatombes ? Vraisemblablement les changements brusques de température jouent le rôle prépondérant ; quel que soit, d'ailleurs, le sens de la variation. Ainsi on constate une recrudescence de la mortalité lors des premières chaleurs qui arrivent brutalement dans le Languedoc.

Le Criquet est également assez sensible au froid, et, du reste s'abrite mal ; certains jours de grande pluie, j'en ai récolté plusieurs sur des troncs de platane ruisselants d'eau. Ces Insectes étaient presque inertes, mis en cage ils moururent tous. M. SUIRE m'a signalé quelques individus complètement gelés.

Dans la nature comme dans les cages d'élevage, le Criquet ne meurt pas d'inanition, en effet, il continue à s'alimenter. La dissection des cadavres décèle toujours l'existence de réserves grasses.

En France, l'*O. egyptia* n'est pas parfaitement adapté au climat. Il serait fort intéressant de savoir si ce Criquet présente une mortalité aussi élevée en Afrique et en particulier dans les régions tropicales. La comparaison avec nos chiffres permettrait de se rendre compte si la mort d'un aussi grand nombre d'individus est sous la dépendance étroite des variations climatiques.

A l'étuve, on constate, d'une manière inconstante, une modification dans la coloration. La couleur foncière devient plus claire et tire nettement sur le jaunâtre, elle rappelle celle de certains individus rencontrés dans la nature et que nous avons signalés au début de cette étude. Ces formes, assez fréquentes dans le Languedoc auraient peut-être bien été soumises à une température plus élevée que les formes revêtant la livrée habituelle.

Les individus élevés à 30° deviennent un peu visqueux au toucher, les sécrétions hypodermiques, fortement augmentées expliquent cet état particulier.

La longévité des animaux soumis à la vie en milieu surchauffé n'est pas sensiblement diminuée. Les mâles sont morts au début de mai; en août les femelles continuent à vivre normalement. En règle générale, l'élévation de température qui accélère les échanges raccourcit la durée de la vie. C'est ainsi que l'on peut augmenter le nombre des générations d'un grand nombre d'êtres. Mais alors les gonades participent au développement général de l'animal, elles s'accroissent en même temps que les autres organes. Et l'on peut admettre que l'augmentation de température ne modifie pas la longévité de *O. aegyptia* à cause de la remarquable indépendance des gonades. Le rôle des glandes génitales dans la durée de la vie des Arthropodes est à coup sûr considérable et mériterait d'être étudié en grand détail.

Action de la lumière; Phototropisme. — Dans l'étude du comportement des êtres vivants par rapport à la lumière, il est de première importance d'opérer dans des conditions aussi précises que possible et de réduire à leur minimum les influences étrangères. La lumière est un complexe d'agents physiques; elle porte avec elle, outre l'énergie lumineuse, de l'énergie calorifique, de l'énergie chimique. L'absorption de la lumière s'accompagne d'une transformation de l'énergie lumineuse en énergie calorifique. L'action de la lumière n'est pas simple. Elle ne devrait donc pas servir de base pour l'étude des tropismes, elle ne permet pas de dissocier suffisamment les phénomènes. Cependant, comme il est facile d'en connaître la direction, d'en faire varier l'intensité, elle demeure encore un des agents physiques les plus maniables.

Dans l'analyse des tropismes, on s'est trop souvent servi de statistiques globales négligeant les exceptions dont le comportement n'entre pas dans le cadre de la loi que l'on veut démontrer. Afin d'éviter cette cause d'erreurs innombrables, j'ai suivi l'action de la lumière sur chaque individu pris isolément, méthode laborieuse sans doute, mais éminemment précise et rigoureuse.

Les mâles et les femelles du Criquet Egyptien présentent pendant tout le cours de leur vie, un phototropisme positif. Mes expériences ont été faites d'octobre à mars, période à laquelle les mâles avaient accompli leur spermatogenèse; les

femelles ne présentent que des ovaires de petite taille bien loin d'avoir atteint leur complet développement. L'état de la glande génitale paraît donc être, chez cette espèce, sans importance dans le comportement vis à vis de la lumière.

La vitesse de réaction aux rayons lumineux varie avec les individus. Tel Criquet se dirige vers la source lumineuse en un temps très court, tel autre ne répondra à l'excitant qu'au bout d'un long moment et ne progressera que très lentement. Un important facteur intervient ici, c'est la température : à 12° les Criqueus sont beaucoup plus sensibles à la lumière qu'à 25°, par exemple. Cette action de la chaleur sur le phototropisme est à rapprocher des faits observés par ROSE sur les Copépodes Planktoniques ; chez ces Crustacés la vitesse du renversement phototropique croît régulièrement avec l'élévation de température. Ici, le sens du tropisme n'est pas renversé, mais on constate une réponse beaucoup moins rapide, et beaucoup moins nette à l'excitant. Comme j'ai déjà eu l'occasion de l'écrire, des *Orthacanthacris* mis dans une étuve à 30° se montrent faiblement phototropiques.

Il existe donc un certain antagonisme entre les facteurs chaleur et lumière. *L'élévation de température accélère les mouvements*, accélère le métabolisme, mais *diminue la sensibilité à la lumière*. Quelle est la cause profonde de cette action inhibitrice ? Nous tâcherons d'en donner une explication aussi satisfaisante que possible dans l'état actuel de nos connaissances.

Dans toutes les expériences que j'ai effectuées, j'ai tenu grand compte du rôle que peut jouer l'intensité lumineuse dans le comportement de l'Orthoptère, me souvenant de l'importance capitale que LÖEB accorde à cette variable. J'ai opéré en utilisant des sources lumineuses différentes : rayons solaires directs, lumière solaire diffuse vive, lumière solaire diffuse faible, lumière électrique. Les résultats obtenus ont toujours été comparables entre eux. La vitesse de réaction atteint son maximum avec les rayons solaires directs et son minimum avec la lumière diffuse faible.

Entrons maintenant dans une analyse plus minutieuse des faits. La plupart des expériences ont été réalisées en employant un grand cylindre fermé, posé horizontalement sur une table ;

une de ses extrémités est munie d'un grillage métallique. La source lumineuse utilisée est une lampe électrique de 50 bougies placée en face de la base grillagée à une distance telle de celle-ci que l'on ne constate au niveau de la base aucune élévation de température appréciable avec un thermomètre sensible. La paroi du cylindre est munie de fenêtres à volets permettant de voir ce qui se passe à l'intérieur. Les Criquets sont mis un par un dans l'appareil. On trace un graphique du chemin parcouru par chaque individu dans sa marche vers la lumière.

Dans un très grand nombre de cas, le déplacement vers la source lumineuse n'est pas immédiat. Il débute parfois vingt, trente ou même quarante minutes après l'exposition à la lumière ⁽¹⁾, *mais il a toujours lieu (le phototropisme est donc indéniable)*, quelle que soit la position initiale de l'Insecte par rapport à la direction de la lumière, que chaque moitié de l'Insecte *soit également ou inégalement éclairée*.

Le chemin parcouru est assez rarement une ligne droite, les graphiques ne m'offrent qu'une seule progression vraiment faite ainsi. Dans les cas les plus simples, le Criquet décrit dans le cylindre une spire ou une portion de spire. La progression est fréquemment entrecoupée d'arrêts qui ne paraissent pas avoir leur cause dans un changement du milieu extérieur. D'autres fois, l'Insecte décrit plusieurs boucles. Certains tracés sont fort curieux, l'Orthoptère se dirige vers la lumière et avant d'atteindre le grillage où il trouverait un éclaircissement plus intense, exécute à droite ou à gauche une rotation de 90°. Il est alors dans un éclaircissement parfaitement asymétrique, une de ses moitiés est fortement éclairée, l'autre ne l'est pratiquement pas (fig. 3), le Criquet marque un temps d'arrêt. La marche reprend mais vers le fond de la cage, puis nouvelle rotation et enfin progression presque rectiligne vers la source lumineuse. Le Criquet en question passe donc par des alternatives de phototropisme positif, de phototropisme négatif et enfin de phototropisme positif qui est définitif. La figure 4 représente une progression également très intéressante. La marche débute par un saut, puis tout en suivant une

(1) Un mâle ne se dirigea vers la lumière qu'après une exposition de deux heures, il mourut 48 heures après l'expérience.

ligne oblique par rapport à la direction de la lumière, l'Insecte atteint le grillage, là, temps d'arrêt. Le Criquet recule ensuite,

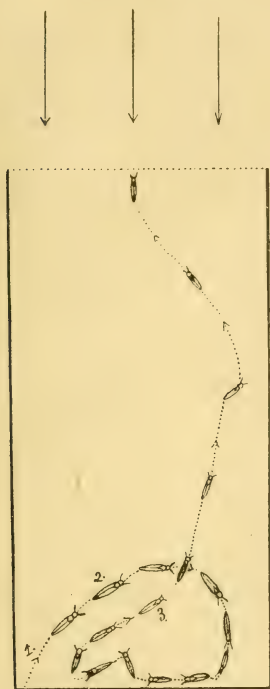


Fig. 3. — Chemin suivi par une ♀ adulte dans sa marche vers la lumière.

$\theta = 21^{\circ}5$.

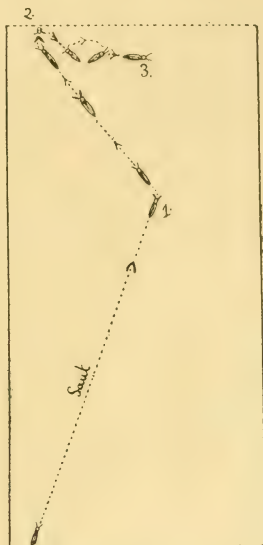


Fig. 4. — Chemin suivi par un ♂ adulte dans sa marche vers la lumière $\theta = 21^{\circ}5$.

Les flèches placées en haut du dessin indiquent la direction des rayons lumineux.

1, 2, 3 arrêts marqués par le Criquet au cours de sa progression.

tout en faisant face à la lumière, enfin il exécute une rotation qui le place perpendiculairement aux rayons lumineux, il reste un long moment dans cette position.

Quelle que soit la durée de l'exposition à la lumière (certaines de mes expériences ont duré plus de 72 heures) les Criquets demeurent positifs. Cependant un nombre non négligeable d'individus s'éloignent quelque peu du grillage, correspondant au maximum d'éclairement, et se placent perpendiculairement à la direction du faisceau lumineux.

Il serait extrêmement facile de donner d'autres exemples de ces marches capricieuses, mais je crois inutile de rapporter d'autres cas, ceux-ci étant suffisamment typiques.

Une constatation fort importante s'impose lorsque l'on augmente l'intensité lumineuse : les chemins suivis par les Criquets s'écartent moins de la ligne droite, sans arriver à coïncider avec elle. Les tracés les moins compliqués sont ceux que l'on obtient en plaçant le dispositif d'expérience à la lumière solaire directe.

La question est alors de savoir si l'on doit considérer notre Criquet comme faiblement ou fortement phototropique. Nous notons que tous les Criquets ⁽¹⁾ au bout d'un temps moyen relativement court se sont approchés, autant que cela leur est possible, de la source lumineuse. Une telle unanimité dans le comportement implique, à mon avis, l'existence d'un phototropisme bien développé qui ne se manifeste pas par une orientation constante par rapport aux rayons lumineux, mais exerce son action par une *attraction fatale* vers le maximum d'éclairement. Attraction fatale, voilà bien le caractère fondamental du tropisme ! L'Insecte ne va pas directement à la source lumineuse ; cette constatation peut-elle nous autoriser à ne pas considérer comme un tropisme ce mouvement ? Personnellement, je ne le crois pas. Il n'y a pas simple tactisme puisque, en fin de compte, il y a une *orientation vers le maximum de lumière*.

Mlle M. GOLDSMITH qui a étudié tout récemment le phototropisme de plusieurs espèces marines ⁽²⁾ arrive à des conclusions identiques à celles que j'exprime.

(1) J'ai observé cependant au cours de mes expériences la présence d'un ou deux individus à peu près indifférents à la lumière.

(2) Les espèces étudiées sont *Convolvata roscoffensis*, *Mysis chamæleon*, Copépodes planktoniques, Nauplii de *Balanus*, Zoé de *Maia squinado*. Elles présentent toutes un phototropisme positif net.

Peut-on faire appel à la sensibilité différentielle pour expliquer les circuits compliqués décrits par notre insecte ? C'est bien peu probable, en effet, et j'insiste sur ce point, les conditions d'expérience demeurent constantes au cours de nos observations, l'intensité de l'excitant ne varie pas (autant que les appareils de mesure nous permettent de l'affirmer). Nous nous efforcerons de donner une solution, probablement provisoire, à ce difficile problème.

RABAUD a bien montré les points faibles de la théorie de LOEB. J'ai repris quelques-unes de ses expériences et je suis arrivé à des résultats identiques.

J'ai, en particulier, opéré le retournement du cylindre sur un plan horizontal ; cette rotation de 180° a pour effet de

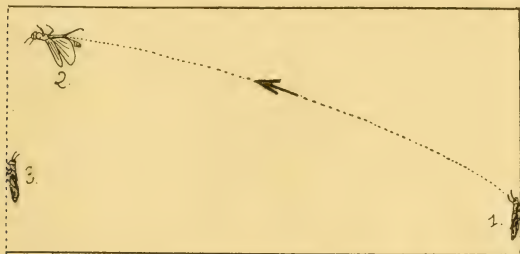


Fig. 5. — Retour vers la lumière d'une ♀ adulte après le retournement du cylindre. $\theta = 21^\circ 5$.

1, 2, 3 : principales positions occupées successivement par le Criquet.

rendre l'extrémité la plus éclairée, la moins éclairée et réciproquement. L'extrémité tournée vers la lumière est alors munie d'un grillage métallique. Je ne tiens compte dans cette expérience que des Criquets recevant un éclairage symétrique. Presque tous ceux qui sont dans ce cas exécutent une rotation de 180° et se dirigent vers l'extrémité du cylindre la plus éclairée. Cependant certains individus se comportent différemment ; dès que le retournement du cylindre est accompli, ils sautent brusquement vers la source lumineuse, effectuant un bond presque horizontal (plus précisément un peu oblique en avant) (fig. 5) ; mais arrêtés dans leur élan par le grillage, ils

exécutent alors une rotation de 180° et se placent la face ventrale contre la toile métallique, verticalement.

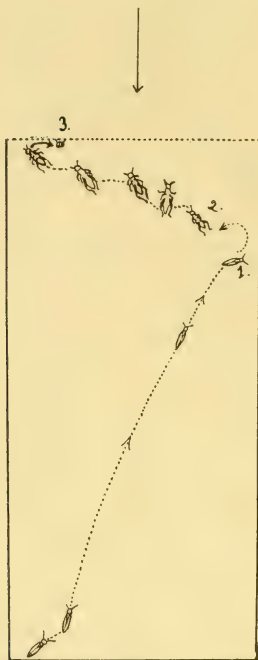


Fig. 6. — Chemin suivi par une femelle adulte dont on a verni l'œil droit et les ocelles droit et médian $\theta = 21^\circ$.

(L'insecte représenté vu par sa face ventrale cheminait au plafond du cylindre).

Dans ce cas particulier, on peut faire intervenir à la rigueur une action de la sensibilité différentielle : l'intensité de l'excitant, de par la rotation du cylindre ayant été modifiée.

La théorie de LOEB ne peut pas rendre compte de cette rotation de 180° exécutée par un animal symétriquement éclairé. Il faut chercher une autre explication.

Dans cette dernière expérience, le retour vers la source lumineuse, qu'il ait lieu par progression lente ou par saut brusque, n'est pas toujours immédiat. L'action de la lumière se fait attendre parfois assez longtemps ⁽¹⁾.

Bref, tant dans la progression que dans la station au repos l'*O. ægyptia* ne montre pas une tendance à se placer dans un éclairage égal pour ses deux moitiés.

D'autres expériences n'ont pas été plus favorables à la doctrine du physiologiste américain. En particulier, l'aveuglement partiel. En pratiquant le vernissage de l'œil droit, des ocelles droit et médian on constate que les

Criquets ainsi traités ont un comportement vis-à-vis de la

⁽¹⁾ J'ai répété cette expérience sur de jeunes chenilles d'*Ephestia kuehniella* Z. qui présentent un phototropisme négatif fort net (la progression vers la zone la moins éclairée se fait ici en ligne droite). Les résultats obtenus sont absolument superposables à ceux que j'ai décrits chez le Criquet. Après retournement du cylindre les jeunes larves symétriquement éclairées exécutent une rotation de 180° .

lumière qui ne diffère pas de celui des Criquets normaux. La figure 6 représente le chemin suivi dans le cylindre par un individu partiellement aveuglé. On peut présenter l'expérience sous une autre forme, peut-être bien plus démonstrative : dans l'appareil on place une population comprenant des individus normaux, éborgnés et aveuglés. Les deux premières catégories ont un comportement comparable, aussi bien dans leur marche que dans leur station au repos. Les aveugles présentent une répartition tout à fait quelconque ; certains sont accrochés à la paroi la plus éclairée, d'autres demeurent au milieu de l'appareil, quelques-uns se sont dirigés vers la région la plus sombre. Pour les Insectes dont la vision est supprimée il n'y a plus de phototropisme.

RABAUD a constaté chez les Insectes aveuglés d'un côté le fléchissement des pattes du côté opposé. Je n'ai pu faire la même observation chez *Orthacanthacris*. Le tonus musculaire n'est pas modifié d'une manière sensible par la suppression unilatérale des sensations lumineuses.

Reste maintenant à interpréter cette série de faits ; la théorie de LOEB paraît bien être incapable d'en rendre compte d'une façon satisfaisante. Tout récemment, RABAUD a formulé une hypothèse qui s'accorde bien avec les faits, il dissocie deux phénomènes qui jusqu'ici étaient réunis : le tonus musculaire et les tropismes. Tous les deux sont des réflexes qui ne dépendent pas des mêmes centres nerveux. Entre ces deux réflexes un certain antagonisme existe parfois. En effet, la production du tonus musculaire dépend de toute une série d'excitants aussi bien internes qu'externes. L'action de ces excitants peut parfaitement s'opposer à celle de la lumière. C'est ainsi que l'accroissement de la température diminue dans des proportions très nettes le phototropisme, tandis qu'elle augmente le tonus musculaire ; le réflexe tropique trouve alors une grande résistance à sa réalisation. On doit tenir aussi grand compte des actions internes s'exerçant sur les tonus musculaires ; tous les individus que nous soumettons à l'expérience sont différents par leurs antécédents, quel que soit le soin pris à n'expérimenter que sur des individus comparables. Aux différences physiologiques s'ajoutent les différences psychologiques. La mémoire joue certainement son rôle et trouble le phototropisme dans

des proportions qui ne sont probablement pas négligeables. Trop d'auteurs n'ont pas tenu compte de ces facteurs, se désintéressant de parti pris des exceptions.

Nous avons dit que lorsque l'intensité lumineuse augmente les chemins suivis par l'Insecte deviennent moins sinueux ; cette constatation s'explique si l'on admet que les excitations déclenchées par la lumière l'emportent sur les actions internes.

p.c.

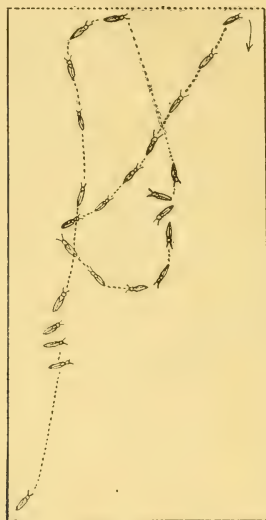


Fig. 7. — Chemin suivi par un ♂ adulte dans sa marche vers une source de chaleur.

Le trait noir *pc* représente la plaque chauffante.

D'autre part, chez *O. aegyptia*, le rapport des surfaces oculaires à la surface totale du corps est petit. Il paraît bien que ce rapport a parfois une grande importance. C'est ainsi qu'il nous permet de comprendre le comportement du Criquet éborgné sensiblement le même que celui du Criquet normal. La suppression unilatérale de la lumière entraîne une perte de sensa-

tions, d'excitations insuffisante pour diminuer d'une façon sensible les tonus musculaires du côté opposé et par conséquent ne modifie pas la marche de l'Insecte.

En résumé, l'analyse du phototropisme nous a permis de comprendre que toute une série d'actes dépend d'actions tropiques, d'actions internes de natures variées, de tonus musculaires interférant entre eux. Ces interférences sont si complexes qu'il y a peu d'espoir de rendre un compte exact du rôle précis joué par chaque cause. La complexité même de ces phénomènes explique celle des actes de l'animal, et où on ne pourrait voir que du hasard règne à coup sûr un rigoureux déterminisme.

Thermotropisme. — Pour l'étude de ce tropisme, j'ai utilisé une cage cylindrique en toile métallique dont une extrémité est tournée vers une plaque de tôle chauffée par un bec Bunsen (fig. 7).

Le comportement des Insectes est étudié par la même méthode que précédemment. Les expériences ont lieu dans une pièce presque obscure de façon à supprimer autant que possible l'action de la lumière.

L'Insecte présente un thermotropisme positif net, l'attraction par la zone la plus chaude est très marquée et les chemins parcourus par le Criquet pour atteindre cette zone sont sinueux et capricieux. Tous s'écartent de la ligne droite.

Lorsque la température de la base du cylindre tournée vers la plaque chauffante dépasse 40°, on assiste à un phénomène curieux; l'Insecte est vivement attiré et se place rapidement dans la zone à température maximum, mais au bout d'un temps très court, il abandonne sa position, la chaleur l'incommode ou, pour employer un autre langage, le sens du tropisme est changé. Le Criquet va alors dans une région moins chaude soit par le saut, soit par la marche. Mais l'attraction se fait à nouveau sentir et l'Insecte revient dans la zone surchauffée qu'il abandonne encore, ainsi se succède une série d'attractions et de répulsions; le Criquet décrit des cercles plus ou moins réguliers (fig. 7).

Tout ce que nous avons dit au sujet du phototropisme peut-être répété ici. Notons cependant que l'action des facteurs

internes est particulièrement nette dans son opposition à la marche directe de l'animal vers la source de chaleur.

Conclusion.

Au cours de cette étude nous avons montré :

1° Que le cycle évolutif d'*O. aegyptia* est très particulier, qu'il diffère notablement de celui des autres Criquets français. L'hivernage est obligatoire pour l'élaboration des éléments reproducteurs ;

2° Que l'allongement de l'abdomen au cours de la ponte est dû à un afflux sanguin dans la région postérieure du corps et à la déglutition d'une certaine quantité d'air, comme l'avait bien vu KUNCKEL ;

3° Que le fonctionnement des glandes génitales annexes n'est pas toujours solidaire de celui des glandes génitales proprement dites ;

4° Que le développement des ovaires n'est pas sous la dépendance immédiate ni du métabolisme général ni de la température ;

5° Que la loi de LESSONA ne peut pas s'appliquer aux Orthoptères sauteurs et que cette loi est vraisemblablement une simple vue de l'esprit. La régénération ne dépend ni de la fréquence des mutilations, ni de l'adaption ;

6° Que la théorie de LOEB est incapable d'expliquer un grand nombre de faits relatifs au comportement des êtres vivants vis-à-vis de la lumière et de la chaleur ; que les tropismes sont des phénomènes extrêmement complexes et qu'il y a lieu de distinguer l'action du tonus musculaire et celle de l'excitation nerveuse dépendant étroitement de l'excitant physique, autrement dit de l'excitant-tropique.

Montpellier, mai 1922.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. AUDINET SERVILLE. — Histoire naturelle des Insectes Orthoptères. Paris 1839.
2. AZAM. — Catalogue synonymique et systématique des Orthoptères de France. Toulouse, 1904.
3. BERLESE (A.). — Ricerche sugli organi genitali de gli Ortoteri (*Atti della R. Acad. dei Lincei*, 3^a série XI, 1881-1882).
4. BOLIVAR. — Ortopteros de Espana y Portugal. Madrid, 1876.
5. BOLIVAR (I.). — Dermapteros y Ortopteros de Marruecos (*Memorias de la R. Soci-Española de Hist. Nat.*). Madrid, 1914.
6. BORDAGE (E.). — Recherches anatomiques et biologiques sur l'Autotomie et la Régénération chez divers Arthropodes. *Thèse*, Paris, 1905.
7. BRISOUT DE BARNEVILLE. — Orthoptères de Sicile (*Annales Soc. Ento.*, Paris, 1860).
8. CAPPE DE BAILLON. — La reproduction chez les Locustiens I. La Ponte et l'Écllosion. *Thèse*, Nancy, 1919.
9. CHOPARD. — Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères *Thèse*, Paris, 1920.
10. DELAGE (Y.). — La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. Paris, 1895.
11. DWORNITCHENKO (M.). — Nouvelles campagnes contre les Sauterelles. *L'Agriculture du Turkestan*, 1916, XI (En Russe).
12. FABLE (J.-H.). — Souvenirs entomologiques. Les Acridiens, 6^e série, 1899.
13. FÉNARD (A.). — Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères (*Bull. Scientif. France-Belgique*, t. XXIX, 1896).
14. GIARD (A.). — Controverses transformistes. Paris, 1904.
15. GIARDINA (A.). — Funzionamento della armatura genitale femminile e considerazioni intorno alle ooteche degli Acridii (*Giorn. Soc. nat. econ.-mic.*, Palermo, 1901).
16. GOLDSMITH (Mlle M.). — Les réactions phototropiques de quelques animaux marins (*C. R. Ac. S.*, t. CLXXIII, 1921).
17. HOULBERT (C.). — Le Criquet d'Égypte en Bretagne. *Insecta*, Rennes, 1913.
18. KUNCKEL D'HERCULAIS. — *a.* Du rôle de l'air dans le mécanisme physiologique de l'éclosion, de la mue et de la métamorphose chez les Acridides (*C. R. Ac. S.*, 1890).
19. KUNCKEL D'HERCULAIS. — *b.* Mécanisme physiologique de l'éclosion des mues et de la métamorphose chez les Insectes Orthoptères de la famille des Acridides (*C. R. Ac. S.*, 1890).
20. KUNCKEL D'HERCULAIS. — Mécanisme physiologique de la ponte chez les Insectes orthoptères de la famille des Acridides. Rôle de l'air comme agent mécanique et fonctions multiples de l'armature génitale (*C. R. Ac. S.*, t. CXIX, 1894).
21. LA BAUME. — Biologie der Marokkanischer Wandheuschrecke. In *Monographie zur angewandten Entomologie; Beihefte zur Zeitschrift für angewandte Entomologie*. Berlin, 1918.

22. LESSONA (M.). — Sulla riproduzione della parti in molti animali.
Lettera del professor MICHELE LESSONA al signor Paolo Lioy. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*. Milan, 1868, t. XI, p. 493.
23. LUCAS (H.). — Quelques remarques sur les Acridites qui habitent le Nord de l'Afrique (*Ann. Soc. Ento.*, 1851).
24. MARQUET. — Histoire naturelle des Orthoptères du Languedoc Toulouse, 1876.
25. ROSE (M.). — Recherches biologiques sur le Plankton, 3^e note (*Bulletin de l'Inst. Océa.*, Monaco, 1921).
26. RABAUD (E.). — a. Tropismes et tonus musculaire (*C. R. Ac. S.*, t. CLXXIII, 1921).
27. RABAUD (E.). — b. L'Immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes (*Bull. Biol. de la France-Belgique*, t. LIII, 1919).
28. RABAUD (E.). — c. Les Tropismes (*Revue Scientifique*, Paris, 1922).
29. TARGIONI TOZZETTI (Ad.). — a. Ortoteri agrari (*Annali di Agricoltura*. Rome, 1882).
30. TARGIONI TOZZETTI (Ad.). — b. Animali ed Insetti del Tabacco in herba e del Tabacco secco. Firenze-Roma, 1891.
31. VASSILIEV (Iv.). — Insectes et autres ennemis du coton dans la Province de Ferghana observés en 1914 (En Russe).
(*Mémoire du Bureau d'Entomologie et du Comité scientifique du ministère de l'Agriculture*, Pétrograd, 1915).
32. ZACHER (F.). — Notizen über Schädlinge tropischer Kulturen-10 Aufsatz. Afrikanische Tabakschädlinge. Berlin, 1920. *Tropenpflanzer*.

Note. — Nous n'avons pas cru utile d'indiquer ici la volumineuse bibliographie relative aux tropismes. Nous nous sommes contentés de mentionner les travaux les plus récents.

D^r Marc ROMIEU
Préparateur d'histologie
à la Faculté de Médecine de Paris.

*OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES, HISTOCHIMIQUES
ET SPECTROSCOPIQUES*

SUR LE PIGMENT VERT

DU CHÉTOPTÈRE

(Travail du laboratoire du professeur PRENANT)

Les premiers observateurs qui étudièrent le Chétoptère, ce gros et curieux Polychète tubicole furent frappés par la teinte d'un vert foncé que présente la partie moyenne du corps. Cette teinte est due à un pigment qui colore l'épithélium intestinal. RAY-LANKESTER a proposé de donner à ce pigment le nom de chétoptérine.

Malgré les travaux importants consacrés à l'étude de la chétoptérine, comme le fait remarquer MANDOUX dans son travail de thèse, la question de sa nature et de son origine reste encore entourée d'une grande obscurité.

Ayant eu entre les mains un assez grand nombre d'échantillons vivants de Chétoptères provenant de la baie de la Hougue, j'ai pu faire quelques observations que j'ai réunies dans le présent travail et qui viendront, je l'espère, jeter un peu de lumière sur cette question, d'autant plus intéressante qu'elle se rattache étroitement au problème imparfaitement résolu de la chlorophylle animale.

Mes constatations, en effet, m'ont conduit à adopter une opinion opposée à celle de RAY-LANKESTER et de son élève Mlle NEWBIGIN, et à considérer la chétoptérine comme une chlorophylle légèrement modifiée d'origine alimentaire, par conséquent comme un pigment extrinsèque.

Mentionné par DICQUEMARE et par CUVIER, le Chétoptère fut

décrit pour la première fois par RÉNIER en 1804 dans un ouvrage resté inédit, puis étudié ensuite par CLAPARÈDE. Cet auteur vit que la teinte foncée de la partie moyenne du corps était due à la présence de grains verts qu'il considéra comme un pigment hépatique. JOYEUX-LAFFUE au cours d'une bonne monographie décrivit aussi les grains verts comme des pigments biliaires. Mais les travaux les plus importants pour la question qui nous occupe sont ceux de RAY-LANKESTER (1897), de Mlle NEWBIGIN (1898) et de MAC-MUNN (1900). RAY-LANKESTER à la suite des observations de STOKES et d'ENGELMANN nota les analogies spectrales entre la chétoptéline et la chlorophylle. Mais il ne put se décider à admettre qu'il s'agissait de deux pigments étroitement apparentés. Aussi insista-t-il sur quelques différences dans la position exacte et le nombre des bandes d'absorption, le changement de coloration du pigment sous l'influence des acides et des alcalis, sa résistance à la lumière solaire. Il proposa de rapprocher la chétoptéline de la bonelline étudiée par KRUKENBERG ainsi que de la pentacrimine et de l'antédonine, découvertes par MOSELEY. Pour lui, le pigment du Chétopète est un pigment intrinsèque produit par le métabolisme cellulaire qui n'a rien à voir avec le régime alimentaire de l'animal.

Mlle NEWBIGIN dans son mémoire accuse les différences indiquées par RAY-LANKESTER entre la chétoptéline et la chlorophylle.

S'il y a entre ces deux pigments quelques points de ressemblance, cette ressemblance est pour elle tout à fait superficielle et elle nie toute parenté entre les deux pigments. Elle propose de faire entrer la chétoptéline dans le groupe des *entérochromes*, pigments en relation avec le tube digestif chez les Mollusques et quelques autres Invertébrés, caractérisés par leur solubilité dans l'alcool froid, leur fluorescence, leur spectre à 4 bandes. Elle ne peut rien dire de leur fonction, mais les considère comme d'origine intrinsèque et leur suppose une lointaine analogie avec la bile qui est éliminée avec les fèces, comme c'est le cas chez la Patelle.

BRANDES dans un mémoire paru en 1897 estime que les grains verts décrits par RAY-LANKESTER dans les cellules intestinales du Chétopète ne sont point des grains de pigment, mais des orga-

nismes végétaux analogues à ceux qui ont été décrits par BRANDT, VON GRAFF, HABERLANDT et lui-même chez un grand nombre d'animaux sous le nom de *Palmella*. Il conclut d'après la planche de RAY-LANKESTER qu'il s'agit de *Zoochlorelles* symbiotiques.

Enfin MAC-MUNN (1900) au cours d'un travail consacré à l'étude des glandes gastriques des Mollusques et des Décapodes propose de rapprocher la chétoptérine des *entérochlorophylles*. Ce sont les *entérochromes* de Mlle NEWBIGIN qu'il considère, contrairement à cet auteur comme d'origine alimentaire. Il appuie sa manière de voir sur des arguments d'ordre spectroscopique, considérant ces pigments comme des chlorophylles modifiées.

Dans ces dernières années, je n'ai pas rencontré de travaux consacrés au pigment du Chétoptère. Cet animal a bien fait l'objet d'études histologiques mais seulement à d'autres points de vue.

Nous voyons par ce résumé bibliographique combien sont incertaines et peu concordantes les opinions émises en ce qui concerne la chétoptérine : pour les premiers auteurs c'est un pigment biliaire, pour RAY-LANKESTER et Mlle NEWBIGIN un pigment intrinsèque qui n'a qu'une ressemblance superficielle avec la chlorophylle, pour MAC-MUNN c'est un pigment comparable à l'entérochlorophylle des Mollusques, pour BRANDES les grains verts sont des *Zoochlorelles*.

J'ai cherché par des observations histologiques, histochimiques et spectroscopiques à trancher entre ces opinions diverses et j'ai été conduit à adopter une manière de voir analogue à celle de MAC-MUNN, mais pour des raisons tout autres. Cet auteur n'a utilisé, en effet, que la méthode spectroscopique et une partie au moins de son raisonnement ne me paraît pas à l'abri de toute critique.

Recherches personnelles : I. — Etude histologique.

L'histologie de l'intestin du Chétoptère est peu connue. Nous n'avons guère que les figures et les descriptions assez sommaires de CLAPARÈDE, de JOYEUX-LAFFUE et de BENHAM dans le mémoire de RAY-LANKESTER. Aussi me suis-je appliqué à étu-

dier avec soin les cellules intestinales de cet animal, ce qui m'a permis d'observer des détails nouveaux.

Les auteurs sont d'accord pour déclarer que le pigment vert se rencontre seulement dans la partie moyenne du tube digestif. Or comme j'ai pu m'en rendre compte sur des dissections, opérations qui ne sont guère possibles qu'après fixation à cause de l'abondance du mucus, le pigment se retrouve dans les cellules intestinales depuis l'œsophage jusqu'à l'anus. Il est seulement beaucoup plus abondant et existe dans toutes les cellules dans la région moyenne du corps si nettement différenciée des régions antérieures et postérieures.

Cette région moyenne (12^e, 13^e, 14^e, 15^e, 16^e segments de JOYEUX-LAFFUE) possède en effet une coloration foncée d'un vert-olive presque noir qui attire immédiatement l'attention, ce qui explique que le pigment ait été considéré comme existant seulement à ce niveau.

Sur des coupes vues à un faible grossissement on constate que le pigment est surtout abondant dans la partie des cellules qui avoisine la lumière intestinale.

a) *Portion antérieure du tube digestif.* — La première portion du tube digestif est formée de cellules prismatiques hautes à cils courts. Les cils existent chez le Chétoptère, comme j'ai pu le constater, sur toute la longueur de l'intestin, de la bouche à l'anus.

Dans cette première portion, les grains de pigment sont assez rares et ils occupent la partie moyenne ou basale de la cellule. Ils ont plutôt l'apparence de concrétions que de grains arrondis et nettement individualisés tels qu'on les rencontre dans la deuxième portion du tube digestif et ils frappent par leur coloration pâle, jaunâtre.

En dehors de la paroi intestinale, j'ai retrouvé des grains verts dans presque tous les tissus de la région antérieure mais surtout dans les muscles et dans l'épiderme à hautes cellules de la paroi convexe de cette région. C'est à ces grains que cette paroi doit sa teinte générale d'un jaune verdâtre.

b) *Portion moyenne.* — La paroi intestinale de la région moyenne du corps est, nous l'avons vu, la partie la plus riche en pigment. Dans cette région l'intestin s'élargit beaucoup pour prendre l'apparence boursoufflée d'un côlon de Mammi-

fère. La paroi du corps étant très mince à ce niveau laisse apercevoir la coloration d'un vert très foncé de l'épithélium intestinal.

Sur les coupes, on se rend compte que cette coloration est due à des grains verts qui remplissent les cellules et sont surtout abondants dans la portion la plus interne de celles-ci. On voit de plus que le tube digestif présente des replis et des épaississements qui donnent à la lumière un contour onduleux. Ces ondulations sont produites en partie par des variations de la hauteur de l'épithélium suivant les points et il m'a paru qu'on pouvait distinguer trois types parmi les cellules intestinales. Les cellules à grains verts et à bordure ciliée, les cellules à grains verts sans bordure ciliée, les cellules dépourvues de grains.

Ces trois formes cellulaires correspondent très probablement à trois étapes de la sécrétion. Elles sont le résultat de la transformation de la cellule ciliée typique (Pl. V, fig. I et II).

Les cellules ciliées de la portion moyenne représentent la forme la plus répandue. Je suis surpris que BENHAM n'ait point aperçu les cils qu'il ne figure pas dans la planche du Mémoire de RAY-LANKESTER car ils sont très évidents. Ces cellules se présentent en général comme des prismes pentagonaux ou hexagonaux très minces et très allongés. On s'en rend compte en coupe transversale où elles forment une sorte de mosaïque dont certains éléments plus petits se montrent disposés par groupes et doivent sans doute être considérés comme des éléments de remplacement.

Au niveau du 12^e segment les cellules ont jusqu'à 100 et 120 μ de hauteur sur une largeur qui atteint à peine 4 μ à la base.

Le noyau occupe en général le quart inférieur de la cellule. Souvent appliqué contre la paroi cellulaire, il est ovoïde (4 μ sur 10 environ) et se montre pauvre en chromatine, celle-ci n'étant représentée que par quelques grains épars. On trouve par contre le plus souvent un nucléole assez volumineux.

La cellule est surmontée par une ligne de grains basaux qui donnent insertion à des cils très fins d'une longueur de 10 μ environ. Ils sont animés sur le vivant de mouvements actifs dirigés d'avant en arrière, fort gracieux à observer et comparables aux ondulations d'un champ de blé sous l'influence du vent.

Au-dessous de la ligne des grains basaux s'étend une zone de 5 à 6 μ de hauteur, toujours vide de grains, qui se montre striée longitudinalement. Cette zone répond aux racines ciliaires qui semblent tout d'abord avoir une disposition parallèle. Une étude attentive montre qu'elles sont rassemblées en un cône assez court mais dont la pointe très effilée vient s'appliquer contre la paroi et se poursuit jusque dans la région nucléaire. C'est seulement au-dessous du cône radiculaire que se montrent les grains colorés. Ces grains ont un caractère frappant, celui d'être de taille à peu près uniforme dans une cellule déterminée mais sont souvent de taille très différente dans deux cellules voisines. Ils ne se présentent point fins et dispersés, comme les a figurés JOYEUX-LAFFUE mais rassemblés en trainées longitudinales par suite de l'étroitesse de la cellule qui les contient. On peut les rencontrer dans toute la hauteur de celle-ci même dans la partie inférieure, au-dessous du noyau mais le plus souvent ils se trouvent accumulés dans la moitié apicale où ils ne manquent que dans la zone occupée par le cône radiculaire.

Les grains verts ont dans certaines cellules des dimensions très minimes (1 μ et au-dessous). Ils peuvent atteindre jusqu'à 4 et 5 μ , c'est-à-dire un diamètre à peine inférieur à la largeur de la cellule. D'un vert tendre lorsqu'ils sont petits, ils présentent lorsqu'ils sont plus gros une teinte très foncée d'un vert olive presque noir. Les grains les plus volumineux, se montrent parfois composés à la façon de certaines sphérules vitellines et on peut voir à leur intérieur des granulations plus fines. Ces grains sont toujours très réfringents; le plus souvent parfaitement arrondis, ils semblent entourés d'une sorte d'écorce plus fortement colorée que leur centre.

À côté des cellules ciliées, on en trouve d'autres qui présentent des caractères analogues, sont bourrées de grains verts généralement assez volumineux mais différent des précédentes par l'absence de bordure ciliée et de cône radiculaire. La cellule se termine vers la lumière intestinale au niveau de la ligne des grains basaux par un sommet pointu au-dessous duquel s'observe un élargissement qui lui donne une forme générale en massue à disposition inverse des cellules décrites sous le nom de *cellules claviformes* par BRAZIL dans l'intestin de la

Pectinaire, la partie élargie de la massue se trouvant près de la lumière intestinale et le pied vers la couche cellulo-musculaire.

On rencontre à côté de ces cellules d'autres formes assez semblables mais dépourvues de grains verts. Elles apparaissent très claires avec un cytoplasma alvéolaire peu colorable. Le noyau est toujours situé vers le quart inférieur. Il est ovoïde et fort peu chromatique. On a l'impression très nette que ces cellules répondent à la forme précédente vidée de ses grains.

Les trois variétés de cellules ci-dessus décrites répondent sans nul doute à trois stades de la sécrétion. Il faut admettre ici une interprétation comparable à celle que nous donne le professeur PRENANT : « Il est plus vraisemblable que la phase sécrétoire de la cellule succède à l'état de différenciation ciliée et qu'à mesure que le produit de sécrétion se forme et s'élimine, les cils se flétrissent et disparaissent ». Or ici la cellule a déjà accumulé son produit de sécrétion avant qu'il y ait la moindre trace de dégénérescence de la bordure ciliée.

c) *Portion postérieure.* — Dans la partie postérieure de l'intestin, j'ai trouvé des cellules ciliées présentant des grains plus fins que dans la portion moyenne. Les cellules à grains se montrent aussi plus rares mais elles ont les mêmes caractères.

La description de la cellule intestinale du Chétoptère donnée ci-dessus diffère sensiblement des descriptions fort sommaires données antérieurement. RAY-LANKESTER ne figure ni la bordure ciliée ni le cône radulaire et il ne parle point de trois formes cellulaires représentant les trois étapes de la sécrétion.

Quant à MAC-MUNN il n'a pu retrouver les grains verts par suite sans doute de fixations défectueuses. Je dois dire toutefois que les tissus du Chétoptère, très mous et riches en eau, sont difficiles à bien fixer. Le liquide de HELLY seul m'a donné d'excellents résultats.

II. — Etude histochimique.

Depuis les recherches de RAY-LANKESTER et de Mlle NEWBIGIN, on connaît les principales réactions chimiques de la chétopté-

rine et c'est précisément sur elles que ces auteurs se sont appuyés pour éloigner ce pigment de la chlorophylle.

La chétoptérine est un pigment d'un vert foncé soluble dans l'alcool éthylique et méthylique et dans l'éther. J'ai constaté de plus qu'il est soluble dans le toluène, la benzine, l'acétone, bien plus encore dans le chloroforme mais se montre insoluble dans l'éther de pétrole. La solution alcoolique, si elle est concentrée est d'un jaune-brun tirant sur le vert; plus diluée elle est d'un gris-vert; très diluée d'un vert pur. Toutes les solutions montrent une forte fluorescence d'un rouge-sang. Ce sont là des caractères communs avec les solutions de chlorophylle.

Par l'adjonction d'acide chlorhydrique, la solution de chétoptérine passe d'abord au vert franc puis au bleu sans perdre sa fluorescence rouge. Elle ne donne ni teinte brune, ni précipité comme la chlorophylle pure. Avec une solution de chlorophylle d'Ulve préparée sans précaution spéciale, je n'ai pas eu de teinte brune et il ne s'est formé un précipité qu'à la longue. Cette solution, traitée par HCl avec adjonction d'un excès d'eau donne un précipité noir et devient d'un bleu franc tout comme la chétoptérine traitée de la même façon. Ceci permet de supposer que la chétoptérine est un dérivé acide de la chlorophylle d'Algue.

Alors que la chlorophylle pure donne avec la potasse en solution concentrée une coloration brune suivie d'une réapparition de la teinte verte, la chétoptérine donne une teinte brun-jaune persistante. J'ai vu que si on emploie un grand excès de potasse, il se forme un précipité brun-rouge soluble dans l'éther de pétrole. Or WILLSTATTER a montré qu'on n'obtient pas la « phase brune » si la chlorophylle est allomérisée par un séjour prolongé dans l'alcool. En solution étendue, la potasse donne avec la chétoptérine un précipité vert insoluble dans l'alcool, l'éther et l'eau et un dérivé vert soluble caractérisé par son spectre à deux bandes dans le rouge et sa solubilité dans l'eau.

Si on constate quelques différences avec la chlorophylle dans le comportement de la chétoptérine vis-à-vis des acides et des bases, elle ne me paraissent pas suffisantes pour nier toute parenté entre ces deux pigments. Il ne faut d'ailleurs comparer que des choses comparables et la chétoptérine n'est cer-

tainement pas de la chlorophylle pure. C'est un produit transformé, peut-être une *chlorophyllane* résultant de l'action d'un acide ou d'une diastase agissant en milieu acide.

Ce qui donne quelques raisons de le supposer, c'est la constatation faite par MAC-MURRAY au moyen du spectro-photomètre; si on traite la chlorophylle par une petite quantité d'acide acétique et qu'on laisse agir environ 24 heures, on obtient une courbe qui coïncide absolument dans ses maxima et minima avec celle de la chétoptérine. Or la chlorophylle d'Algue acidifiée a précisément les réactions chimiques de la chétoptérine vis-à-vis des acides et des alcalis.

Il me paraît intéressant de signaler que j'ai pu obtenir, et je crois être le premier à l'avoir fait, la chétoptérine cristallisée. Par évaporation de la solution dans l'alcool à 95° entre lame et lamelle, j'ai vu se former de superbes aiguilles d'un vert-émeraude isolées ou réunies en gerbes que je suis tenté de comparer aux cristaux verts obtenus en 1880 par BORODINE en desséchant sous le microscope des sections de feuilles vertes humectées d'alcool. BORODINE avait considéré ses cristaux comme de la chlorophylle cristallisée, mais TSVERT a montré qu'il s'agit d'un mélange de dérivés issus des deux chlorophyllines sous l'influence d'une diastase, la chlorophyllase. Rien ne prouve que les cristaux que j'ai observés correspondent à la même substance, mais je dois signaler que je ne les ai obtenus qu'après l'action de l'alcool.

J'ai essayé comparativement sur des coupes d'intestin de Chétoptère et sur des thalles d'Ulve les réactions microchimiques de la chlorophylle et j'ai eu des résultats semblables. La réaction de MAYER ou de l'hypochlorine m'a donné un résultat positif. Quant à la réaction de MOLISCH, j'ai obtenu une décoloration du pigment, mais je n'ai pu observer sa régénération.

Enfin j'ai essayé une autre réaction qui, si elle n'est pas proprement histochimique m'a paru intéressante à tenter. J'ai utilisé en la retournant la propriété découverte par EISENBERG que possède la chlorophylle de teindre la graisse à la façon du Soudan III et je me suis servi de la graisse comme réactif indicateur. J'ai pu colorer divers corps gras et de façon superbe le vitellus des œufs de l'Arénicole par une solution alcoolique étendue de chétoptérine et cela en quelques secondes avec

une véritable électivité. J'ai vu de plus les gouttelettes huileuses qu'on trouve en abondance dans l'intestin se teindre en vert au contact du pigment. Par cette faculté de teindre les huiles et les graisses la chétoptérine se rapproche encore de la chlorophylle.

La chétoptérine se comporte aussi comme un colorant plasmatique diffus et sous l'influence de l'alcool teint certaines parties de la cellule. J'ai vu les grains basaux des cils colorés par elle. Cette coloration gêne pour l'emploi des teintures histologiques au point qu'il faut éliminer le plus possible le pigment par un séjour prolongé dans l'alcool pour obtenir une bonne coloration ultérieure.

La chétoptérine se rapproche aussi de la chlorophylle par sa résistance relativement grande aux acides forts et sa sensibilité à l'acide acétique glacial dans lequel elle se dissout. Des essais comparatifs m'ont donné des résultats superposables.

Un point sur lequel insiste Mlle NEWBIGIN et RAY-LANKESTER est la résistance de la chétoptérine à l'action destructive de la lumière. On sait que la chlorophylle au contraire se détruit rapidement sous l'influence de l'oxygène de l'air, d'autant plus rapidement que l'éclairement est plus intense. Or WURMSER a montré que la stabilité à la lumière est très différente suivant les végétaux et que certains colloïdes ont un effet protecteur puissant. J'ai constaté en effet que si la chétoptérine offre une grande résistance en solution alcoolique, l'effet destructif de la lumière est au contraire rapide en solution dans la benzine. On ne peut donc tirer argument de cette résistance pour séparer les deux pigments.

On voit par tout ce qui précède que si la chétoptérine s'éloigne de la chlorophylle pure par quelques réactions, elle a cependant avec elle bien des points communs. Ses réactions chimiques sont celles de la chlorophylle d'Algue traitée par un acide. Ses solutions ont même teinte, même fluorescence rouge-sang que la chlorophylle. Elle est soluble dans les mêmes solvants ; comme elle, elle est sensible à l'acide acétique qui la dissout facilement. Elle donne des réactions microchimiques très voisines et, au moins dans certaines conditions, se montre sensible à l'action destructive de la lumière.

III. — Origine du pigment et nature des grains verts.

Déjà les observations qui précèdent permettent de supposer que le pigment qui colore les grains verts des cellules intestinales est la chlorophylle ou une modification légère de ce pigment, telle que peut en donner un acide faible ou une diastase agissant en milieu acide comparable à la chlorophyllase.

Il faut pour compléter la preuve rechercher la source du pigment chlorophyllien qui charge les grains verts. Il était logique de faire l'étude du contenu intestinal et de constater le régime alimentaire du Chétoptère. De l'observation d'un assez grand nombre d'individus, il résulte que le tube digestif contient toujours des débris de thalle d'Algues vertes, des zoospores, et surtout des œufs de Chlorophycées amenés par la circulation de l'eau dans le tubé et le mouvement des cils de l'épithélium intestinal. Ces débris sont à des états divers de digestion.

Dans l'intestin postérieur on trouve les fèces se présentant sous la forme de minuscules boudins que j'ai toujours vus formés de sable agglutiné, de Diatomées et de débris d'Algues encore reconnaissables.

Il faut déduire de ces constatations que le Chétoptère est un animal exclusivement herbivore, ce qui explique sa large bouche en entonnoir et l'absence complète de trompe et de mâchoires. Les Chlorophycées qui forment le fond de la nourriture du Ver sont donc la source de la chlorophylle qui imprègne les grains contenus dans les cellules intestinales.

En effet ces grains verts ne doivent pas, à mon sens, comme l'ont fait les auteurs, être considérés comme des grains de pigment pur ou imprégnant un substratum banal. Ce sont des grains de sécrétion colorés, imprégnés par le pigment. Cette hypothèse se trouve confirmée par le fait qu'il est possible de décolorer ces grains par un séjour prolongé dans l'alcool, dans l'éther ou dans l'acide acétique concentré et de les teindre ensuite par la laque ferrique, par l'hématéine ou par les colorants plasmatiques. Les grains verts du Chétoptère se colorent en brun par l'acide osmique et en rouge orangé par le Soudan III. Il est permis de supposer qu'ils possèdent une écorce

lipéide qui est peut être le solvant sur lequel se fixe la chlorophylle absorbée. Ces grains, très réfringents, montrent les réactions colorantes des albuminoïdes et je crois qu'on doit les considérer comme des grains de ferment. Les cellules à grains verts rappellent quelque peu par leur morphologie les cellules décrites par BRAZIL sous le nom de *cellules à ferment* chez la Pectinaire. Elles rappellent encore bien plus les cellules que j'ai rencontrées dans la partie moyenne du tube digestif des Glycériens. Chez *Glycera* j'ai trouvé des cellules très allongées qui sont des prismes étroits ressemblant par leur forme aux cellules de l'intestin moyen du Chétopère. Le noyau est situé de même vers la base de la cellule qui est très étroite et montre des grains disposés en trainées. Ces grains qui sont sidérophiles rappellent absolument par leur aspect réfringent les grains verts du Chétopère, la coloration verte en moins, ce qui semble explicable par un genre de vie différent, les Glycériens étant carnivores. Les grains occupent de même la partie apicale de la cellule où ils forment des files ou des amas très comparables à ceux du Chétopère. Ils doivent être sans doute rapportés au même ferment qui est peut-être la trypsine dont l'existence dans cette partie du tube digestif est maintenant établie. Je n'ai pu voir de bordure ciliée comparable à celle qui existe chez le Chétopère pendant presque toute l'évolution sécrétoire de la cellule. Ce détail mis à part, ces cellules sont très semblables comme on peut s'en rendre compte par l'examen de la pl. V, fig. I, II et III, et l'absence du pigment vert chez les Glycériens est explicable par le genre de vie.

Une autre preuve que les grains verts représentent probablement un ferment utilisé dans l'acte digestif, c'est que j'ai pu assister à leur dissolution et à leur passage dans la lumière intestinale. J'ai trouvé des cellules dont l'apparence avec ses alvéoles arrondis ne laissait pas de doute à cet égard ; mais dans certains cas les grains verts peuvent se retrouver intacts dans la cavité digestive où j'ai pu observer leur présence. J'ai même constaté une fois l'existence d'un Pérित्रіche parasite de l'intestin du Chétopère, qui n'a je crois pas été signalé, dans l'intérieur duquel j'ai trouvé des grains verts absorbés et encore intacts. Mais je crois cette expulsion de grains accidentelle, l'étude des cellules vides qui ont été décrites dans la première

partie montre que les grains de sécrétion passent en général à l'état dissous dans le milieu intestinal avec le pigment qui les charge et qui se trouve ainsi expulsé comme chez la Patelle et chez beaucoup d'autres Mollusques.

Quant à l'opinion de BRANDES qui considère les grains verts comme des Zoochlorelles, elle est à peine digne d'être discutée. On peut en effet assister chez le Chétoptère à toutes les phases du développement des grains verts depuis celle de grains minuscules jusqu'à celle de sphérules de 4 à 5 μ de diamètre, mais à aucun moment il n'est possible d'y voir ni membrane cellulosique, ni noyau, ni chromatophore bien délimité, ni pyrénioïde, ni grains d'amidon. D'ailleurs BRANDES a émis son opinion sans recherche personnelle, sur le simple examen de la planche de RAY-LANKESTER. Il se base sur l'existence des Zoochlorelles chez un Polychète dans le mésentère intestinal. Or j'ai pour ma part comparé mes préparations avec les planches et figures données par BRANDT, FAMINTZIN, SVEDELIUS ainsi qu'avec les préparations de Zoochlorelles mises très aimablement à ma disposition par M. le professeur MESNIL et son élève M. LWOFF. De cette étude comparative, il résulte que l'opinion de BRANDES ne peut être soutenue un instant et qu'il s'agit bien ici de grains de sécrétion qui n'ont nullement une morphologie cellulaire. Les Zoochlorelles ne sont du reste connues que chez un seul Polychète comme l'indique le professeur CAULLERY dans une étude d'ensemble.

Des considérations qui précèdent il résulte que le pigment vert est une chlorophylle d'origine alimentaire fixée sur des grains de zymogène par un phénomène comparable à l'adsorption.

J'ai fait une constatation qui me paraît intéressante à ce point de vue. En disséquant des Chétoptères, j'ai été frappé d'un fait qui n'a point été signalé, c'est que la partie de l'intestin qui précède immédiatement la portion moyenne du corps, entre les 9^e et 12^e anneaux présente une teinte jaune chamois. Les grains de pigment à ce niveau paraissent jaunes sur les coupes. J'ai traité cette région par divers réactifs microchimiques et j'ai obtenu sa coloration en violet-noir par l'iode et en bleu fugace par l'acide sulfurique, ce qui contraste avec l'anneau suivant (13^e) où la paroi est d'un vert-olive très foncé et ne

donne pas la même réaction. Me basant sur cette constatation, je puis conclure qu'il s'agit là d'un *carotinoïde* fixé par les grains des cellules intestinales dans la première portion du tube digestif par un phénomène peut-être comparable à l'*adsorption*, réalisant par là une sorte de *chromatogramme naturel*, l'adsorption des carotinoïdes se faisant dans une partie plus haute que celle des chlorophyllines.

Ce fait explique peut-être la constatation faite par MAC-MUNN de l'absence des bandes du lipochrome dans le spectre de la chétoptéridine, contrairement à ce qui se passe pour les entérochlorophylles. Or, la chétoptéridine étant toujours préparée avec la portion moyenne du tube digestif, le lipochrome a pu être *adsorbé* en premier lieu, ce qui expliquerait son absence dans la partie moyenne et par suite dans le spectre.

Il résulte de la série d'observations précédentes que la chétoptéridine est un pigment d'origine alimentaire fixé sur des grains qui semblent être des concrétions excrétrices dans la première portion, des grains de sécrétion dans la portion moyenne et inférieure du tube digestif.

IV. — Etude spectroscopique.

Pour confirmer l'origine alimentaire du pigment vert, il m'a paru intéressant de comparer le spectre d'absorption de la chétoptéridine à celui d'une Algue, *Ulva lactuca* dont les débris servent de nourriture à l'animal. MAC-MUNN avait essayé de comparer le spectre du contenu intestinal à celui du pigment de la paroi. Mais il y a là de graves causes d'erreur dues à la faible quantité de ce contenu et à la facilité avec laquelle les cellules intestinales si longues et si fragiles et les grains qu'elles contiennent peuvent être entraînés dans la lumière intestinale lors du prélèvement. On a par suite un pigment mélangé dont l'étude comparative ne peut suffire à entraîner la conviction. En étudiant le spectre de l'Ulve, j'évitais cette cause d'erreur.

Les recherches spectroscopiques dont les résultats sont exposées ci-après ont été faites en collaboration avec M. F. OBAXTON dans le laboratoire du professeur G. BONNIER à la Sorbonne. Je remercie bien vivement M. BONNIER pour l'amabilité avec

laquelle il a mis à ma disposition les ressources de son laboratoire.

Nous nous sommes servis d'un spectroscope à vision directe et nous avons utilisé des solutions dans la benzine examinées sous une épaisseur d'un centimètre.

La chétoptérine nous a donné un spectre à cinq bandes formé :

1° D'une double bande foncée dans le rouge, à gauche de C, constituée par une ombre légère de λ 726 à 709 $\mu\mu$ et par une bande beaucoup plus foncée de λ 697 à 663 $\mu\mu$, la deuxième persistant seule en solution étendue.

2° D'une ombre nette mais légère de λ 618 à 602 $\mu\mu$ située entre C et D.

3° D'une bande étroite et peu marquée de λ 570 à 567 $\mu\mu$, c'est-à-dire à droite de D qui n'apparaît qu'en solution concentrée. Nous n'avons pu la retrouver sur deux solutions alcooliques et étherées de chétoptérine.

4° D'une ombre assez faible entre λ 545 et 539 $\mu\mu$, c'est-à-dire à gauche de E.

5° D'une ombre large de λ 513 à 498 $\mu\mu$. Enfin le bleu reparait vers λ 498 $\mu\mu$, puis on a une zone d'absorption totale à intensité progressive dans l'indigo et le violet.

La chlorophylle d'Ulve dissoute dans la benzine après traitement par l'alcool à 95° nous a donné un spectre formé :

1° D'une large bande foncée dans le rouge de λ 731 à 652 $\mu\mu$.

2° D'une ombre nette entre λ 620 et 605 $\mu\mu$.

3° D'une ombre très légère de λ 570 à 562, c'est-à-dire à droite de D.

4° D'une bande plus foncée et plus large située entre λ 545 et 536 $\mu\mu$.

5° D'une bande de λ 523 à 496. Puis le bleu reparait et l'absorption totale commence aux environs de λ 486 $\mu\mu$.

Si on compare les deux spectres ci-dessus décrits et figurés dans la planche hors-texte, on ne peut s'empêcher d'être frappé de leur ressemblance. A part le dédoublement de la première bande, d'ailleurs non signalé et qui ne se rencontre pas en solution alcoolique ou étherée où nous n'avons vu dans le rouge qu'une large bande foncée située sur B et C, les bandes d'ab-

sorption sont en même nombre, d'intensité comparable, elles occupent une position semblable au point que la variation des axes est de l'ordre des erreurs de mesure. On trouve de plus dans la chlorophylle d'Ulve une particularité frappante de la chétoptérine, c'est la présence de l'ombre légère située à la droite de D qui, dans les deux cas, disparaît en solution diluée. Quant au dédoublement de la bande située dans le rouge, elle peut s'expliquer par des différences chimiques légères comme peut en donner l'action d'une diastase agissant en milieu acide. On sait en effet que l'action des acides et des bases suffit pour modifier notablement le nombre et la position des bandes, au point que le spectre de la chétoptérine et de la chlorophylle d'Ulve sont bien plus semblables entre eux que celui de la chétoptérine et de son dérivé alcalin ou acide qui diffèrent non seulement par le nombre mais même par la position des bandes d'absorption. Nous pouvons donc déclarer qu'il y a coïncidence presque absolue des deux spectres, ce qui plaide en faveur de la parenté des deux substances.

Il y a un fait plus probant encore que les auteurs ont passé sous silence et qu'il nous a été donné de constater, c'est que la chétoptérine en solution très diluée ne montre plus qu'une seule bande foncée dans le rouge tout comme la chlorophylle. Cette bande est la *raie spécifique* de CHAUTARD qui peut suffire pour caractériser la chlorophylle.

Je dois dire aussi que nous avons recherché la réaction indiquée par CHAUTARD et dont les conditions d'exécution ont été bien définies par G. BERTRAND et P. THOMAS. Elle consiste à traiter la solution par une faible quantité de potasse en chauffant à l'ébullition. On constate alors un dédoublement de la bande située dans le rouge. Nous n'avons pu obtenir cette réaction, mais je tiens à souligner que Mlle NEWBIGIN traitant la chétoptérine par la potasse a obtenu un dérivé alcalin dont le spectre offre un dédoublement de la bande spécifique située dans le rouge. Il s'agit là d'une réaction très analogue à celle de CHAUTARD.

On voit qu'il résulte de toutes ces constatations spectroscopiques que la chétoptérine est un pigment très voisin de la chlorophylle d'Algue sinon tout-à-fait semblable et que c'est avec quelque raison qu'on peut admettre l'origine alimentaire du pigment vert.

Du reste Mac-Munn a fait une intéressante comparaison spectroscopique entre la chétoptérine et les entérochlorophylles. Il a noté une remarquable ressemblance entre ces divers pigments et un parallélisme complet dans les changements produits dans les spectres par les réactifs. Les bandes se correspondent non seulement par leur position mais par leur intensité.

La connaissance de pigments verts animaux d'origine alimentaire est déjà ancienne et a contribué à détruire la notion fautive de l'existence d'une chlorophylle animale dont le champ ne cesse de se restreindre. POULTON a montré dès 1893 l'origine alimentaire de la coloration verte des chenilles de certains Piérides. BECQUEREL et BRONGNIART ont fait la même constatation pour les Phyllies. DASTRE et FLORESCO ont prouvé qu'il en était encore de même pour l'*Hépatochlorophylle* du foie de l'Escargot et leurs résultats ont été confirmés par d'autres méthodes dans le travail récent de VEGEZZI. Il n'est donc nullement téméraire malgré l'affirmation d'ABDERHALDEN de considérer la chétoptérine comme une chlorophylle modifiée d'origine alimentaire. Cet auteur après la lecture du mémoire de Mlle NEWBIGIN avait déclaré : l'identité entre la chétoptérine et l'entérochlorophylle est indémontrée et invraisemblable. Je crois avoir prouvé qu'il en est autrement.

Conclusions

Des constatations qui précèdent résultent les conclusions suivantes :

1° Le pigment vert du Chétoptère se rencontre sur presque toute la longueur du tube digestif. Il est le résultat de l'*adsorption* de la chlorophylle d'origine alimentaire par les grains de sécrétion et d'excrétion des cellules intestinales.

2° Les cellules à grains verts sont des cellules ciliées présentant un cône radiculaire. La bordure ciliée disparaît lors du passage de la sécrétion dans la cavité intestinale.

3° La chétoptérine, si elle se distingue de la chlorophylle pure par quelques réactions s'en rapproche par d'autres. Ses réactions chimiques coïncident avec celles de la chlorophylle

traitée par un acide. Ses solutions ont même teinte, même fluorescence rouge-sang que la chlorophylle et elle est soluble dans les mêmes solvants. Ses réactions microchimiques sont très voisines et elle présente la même aptitude à teindre les lipoides. L'action destructive de la lumière existe aussi, au moins dans certaines conditions.

4° La chétoptérine est un pigment d'origine alimentaire comme le prouve le genre de vie du Chétoptère qui se nourrit de débris d'Algues vertes et de Diatomées.

5° Les grains verts n'ont rien de commun avec des Zoochlorelles. Ils doivent être considérés comme des grains de ferment colorés par un pigment d'origine extrinsèque. La carotène serait adsorbée dans la première portion du tube digestif.

6° La chétoptérine a un spectre presque exactement superposable à celui de l'Ulve dont les débris servent de nourriture à l'animal. Elle présente la raie spécifique de CHAUTARD qui suffirait pour affirmer sa parenté avec la chlorophylle. Par son spectre d'absorption et les modifications qu'y apportent les réactifs, elle se rapproche absolument des *entérochlorophylles* et doit être classée dans ce groupe de pigments.

BIBLIOGRAPHIE

1. ABDERHALDEN. — *Biochemisches Handlexikon*. Bd. VI. Berlin, Springer, 1911.
2. BECQUEREL (H.) et BRONGNIART (C.). — La matière verte chez les Phylloïdes, *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CXVIII, pp. 4299-4303, 1894.
3. BERTRAND (G.) et THOMAS (P.). — *Manipulations de Chimie biologique*, Paris, Dunod et Pinat, 1919.
4. BRANDES. — Die Ursache des Grünfärbung des Darmes von Chætopterus. *Zeitschrift f. d. gesammten Naturwissensch.*, Leipzig, t. LXX, pp. 423-428, 1897.
5. BRANDES. — *Giebt es im Thierreich assimilirende Gewebe?* E. Karras. Halle a. S.
6. BRAZIL (M. L.). — Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides Polychètes. *Thèse Fac. Sc. Paris*, 1904.
7. CAULLERY (M.). — *Le parasitisme et la symbiose*, in-8° Doin, Paris, 1922.
8. DASTRE (A.) et FLORESCO (N.). — Contribution à l'étude des chlorophylles animales. Chlorophylle du foie des Invertébrés. *C. R. Ac. Sc. Paris*, t. CXXVIII, pp. 389-400, 1899.
9. EISENBERG. — Ueber Fettfärbung. *Virchow's Archiv*, t. CXLIV, p. 502.

10. FAMINTZIN (A.). — *Beitrag zur Symbiose von Algen und Thieren*.
Eggers et Glasounoff, Saint-Petersbourg, 1891.
 11. LANKESTER (Ray). — On the green pigment of the intestinal wall of the
Annelid Chætopterus. *Quater. Journ. micr. Sc.* t. XL, 1898.
 12. MANDOUL. — Recherches sur les colorations tégumentaires. *Ann. des*
Sc. nat. Zool. 8^e série, t. XVIII, pp. 225-460, 1903.
 13. MAC-MUNN. — Further observations on Enterochlorophyll and allied
pigments. *Proc. Roy. Soc.* t. CLXXVII, 1885.
 14. MAC-MUNN. — On the gastric gland of Mollusca and Decapod Crus-
tacea : its structure and functions. *Philos. Trans. of the Roy. Soc.*
of London, t. CXCIH (série B), pp. 1-34, 1900.
 15. NEWBIGIN (Mlle M.). — On certain green (chlorophylloid) pigments in
Invertebrates. *Quat. J. of Micr. Sc.* New Series, t. XLI, pp. 391-431,
1898.
 16. NEWBIGIN (Mlle M.). — On the affinities of the entero-chromes. *Zool.*
Anz., t. XXII.
 17. POULTON (E. B.). — The experimental proof that the Colours of certain
Lepidopterous larvæ are largely due to modified plant pigments
derived from Food. *Proc. Roy. Soc. London*, vol. LIV, pp. 417-430,
2 pl., 1893.
 18. PRENANT (A.). — Notes cytologiques. V. Contribution à l'étude des
cellules ciliées et des éléments analogues. *Arch. d'An. Micr.*, t. III,
1900.
 19. ROMIEU (M.) et OBATON (F.). — Etude spectroscopique comparative du
pigment vert du Chétopère et de la chlorophylle de l'Ulve, *C. R.*
Ac. Sc., t. CLXXIV, pp. 51-54, 1922.
 20. TSVETT. — Chlorophylle et pigments végétaux. *Revue gén des Sc.* Paris,
t. XXIII, pp. 141-148, 1912.
 21. VEGEZZI (Dr G.). — Recherches sur quelques pigments des Invertébrés :
Hélicorubine, Hépatochlorophylle, Tétronérythrine. *Thèse Sciences*,
Fribourg (Suisse), 1916.
 22. WURMSER (R.). — *Recherches sur l'assimilation chlorophyllienne*,
Hermann, Paris, 1921.
-

OUVRAGES REÇUS

NONIDES JOSÉ F. — *La Herencia mendeliana. Introduccion al estudio de la genetica*. Madrid, 1922 (in-8°, 271 p., 65 fig.).

Ce volume, publié par les soins de la *Junta para ampliacion de estudios e investigaciones científicas* et qui reproduit une série de Conférences faites en 1920 au Musée des Sciences Naturelles de Madrid, est un résumé clair et substantiel des faits et doctrines constituant actuellement la génétique. L'auteur, qui a travaillé lui-même dans le département de Zoologie de l'Université Columbia, à New-York, était bien placé en particulier pour rendre compte des travaux et idées de Th. H. MORGAN. Les deux derniers chapitres sont consacrés à l'hérédité mendélienne chez l'homme et aux applications pratiques du mendélisme.

M. CAULLERY.

MICHAELSEN W. — *Oligochaeten aus dem Rijksmuseum van Natuurlijke Historie zu Leiden. — Capita Zoologica*. Tome I, fasc. 3 (72 p., 22 fig.) (La Haye, Martin Nijhoff. 1922).

KOMAI TAKU. — *Studies on two aberrant Ctenophores, Cæloplana and Gastrodes*. Kyoto, 1922, 102 p., 9 pl.

Ce mémoire, publié séparément et très bien illustré, constitue d'abord une monographie détaillée de *Cæloplana* (structure, biologie et développement). Le développement est décrit très complètement. D'accord avec KREMPF (cf. ce *Bulletin*, t. LIV, 1921), KOMAI montre que *Cæloplana* est indiscutablement un Cténophore, adapté à la vie rampante. Structure, histologie, développement sont également décisifs pour cette interprétation. *Cæloplana* est représenté dans les eaux du Japon par trois espèces (*C. Willeyi*, *C. Mitsukurii*, *C. Bocki*) distinctes de celle étudiée par KREMPF à Nya-Trang (Annam), *C. gonoctena*.

Gastrodes, parasite des Salpes, découvert par KOROTNEFF, avait été considéré par celui-ci d'abord comme une larve de Méduse (*Cunina*) puis comme une actinie endoparasite. Conformément à l'hypothèse faite par HEIDER, KOMAI y a reconnu un Cténophore, qui, à l'état adulte, a une organisation de Cydippide (avec organe aboral, huit côtes ciliées et deux tentacules). Son pharynx s'est largement ouvert et sa surface interne s'est étalée pour former la face ventrale de l'animal. C'est à un stade de planula entièrement ciliée que *Gastrodes* pénètre dans les Salpes, et ce stade marque pour KOMAI les affinités des Cténophores et des Cœlentérés (surtout des Hydrozoaires).

KOMAI, à la suite de BOURNE et de MORTENSEN, adopte dans les Cténophores, un ordre des *Platyctenea*, comprenant actuellement les quatre genres *Ctenoplana*, *Cæloplana*, *Tjalfella* et *Gastrodes*.

M. CAULLERY.

ERRATUM

Page 201, première ligne, au lieu de division *anaphylactique*, lire, division *anaphasique*.

L'un des Directeurs, Gérant : ET. RABAUD.

LAVAL. — IMPRIMERIE BARNÉOUD.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV

Fig. 1. — Fragment de tissu adipeux chargé d'urates d'une larve mûre de *Mydæa platyptera*, avant l'hibernation.

Fig. 2. — Fragment de tissu adipeux d'une larve de *Mydæa platyptera*, après 5 mois d'hibernation normale. Il ne subsiste plus que quelques granules d'urates localisés au centre de la cellule, dans le voisinage du noyau.

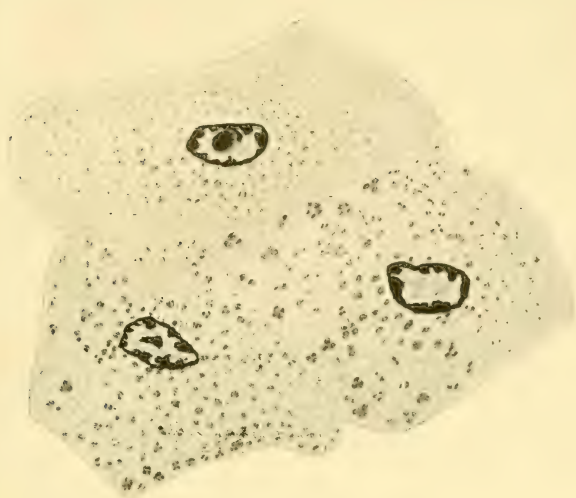


FIG. 1.

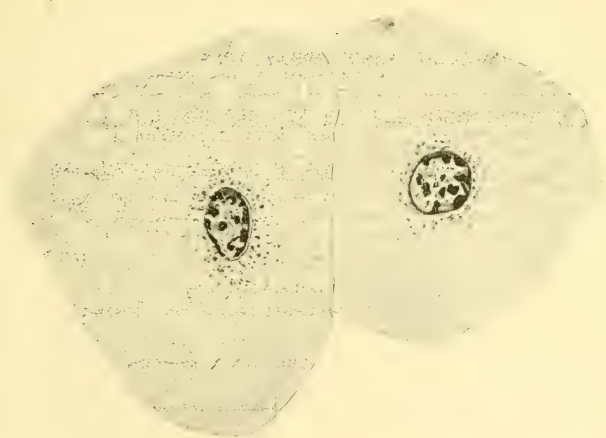


FIG. 2.

Le sommeil d'hiver pré-imaginal.

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE V

Fig. I. — Cellules de l'épithélium intestinal du Chétopère montrant la bordure ciliée et les racines ciliaires. Une cellule située au milieu de la figure possède des grains verts composés. A droite se trouve une cellule vide sans bordure ciliée.

Stiass. oc. comp. 4. obj. imm. 1/12. Réduit de 1/3.

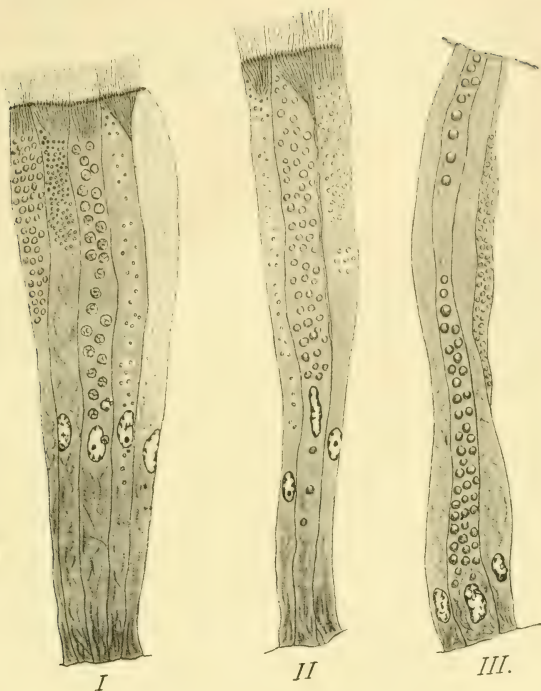
Fig. II. — Cellules à grains verts de l'intestin du Chétopère (13^e anneau). L'une d'entre elles montre les racines ciliaires rassemblées en un cône radiculaire.

Stiass. oc. comp. 4. obj. imm. 1/12. Réduit de 1/3.

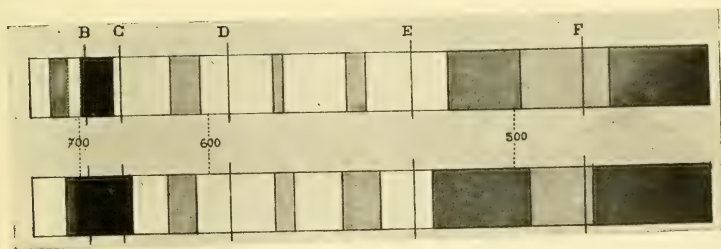
Fig. III. — Cellules à ferment de l'intestin moyen de *Glycera*.

Stiass. oc. comp. 4. obj. imm. 1/12. Réduit de 1/3.

Fig. IV. — Spectres comparés de la chétoptériine et de la chlorophylle d'Ulve en solution dans la benzine. Le spectre supérieur se rapporte à la chétoptériine, l'inférieur à la chlorophylle.

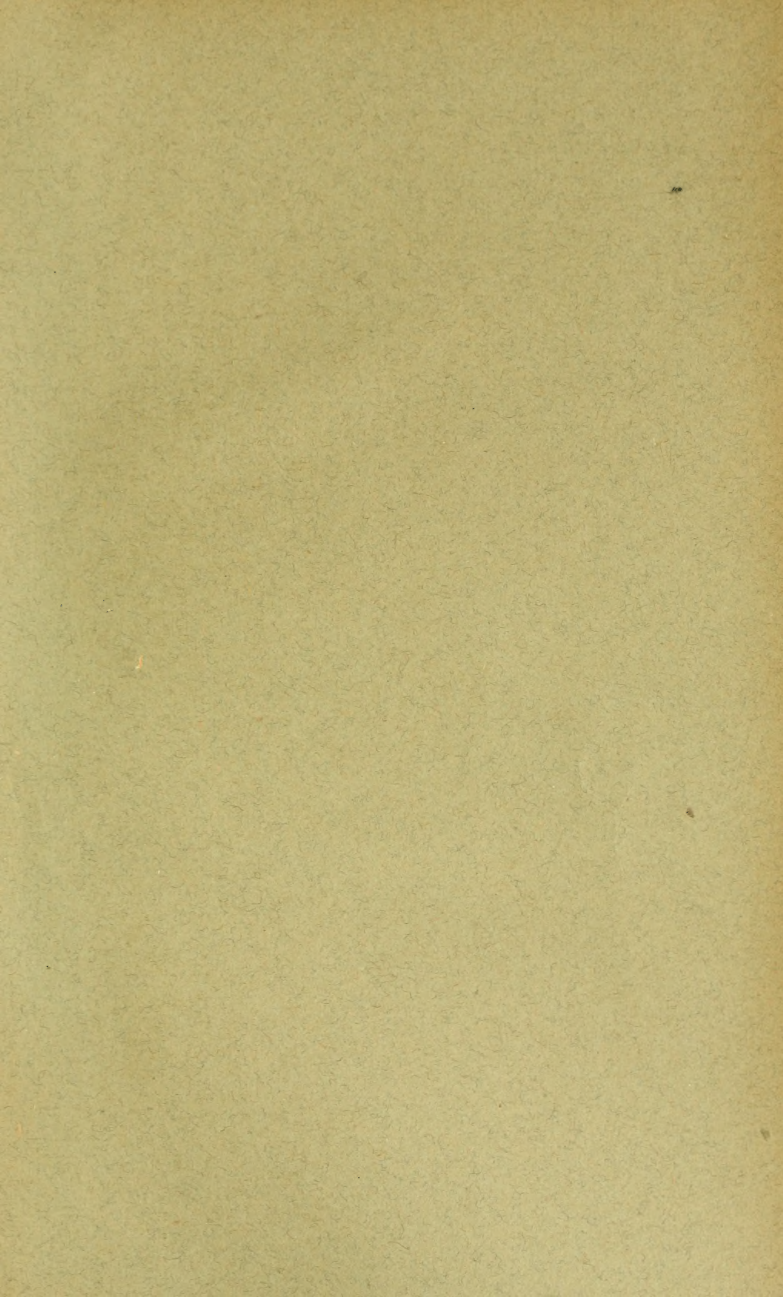


IV



M. ROMIEU DEL.

Pigment vert du Chétopère.



MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 02264

